

## **Historic, Archive Document**

Do not assume content reflects current scientific knowledge, policies, or practices.









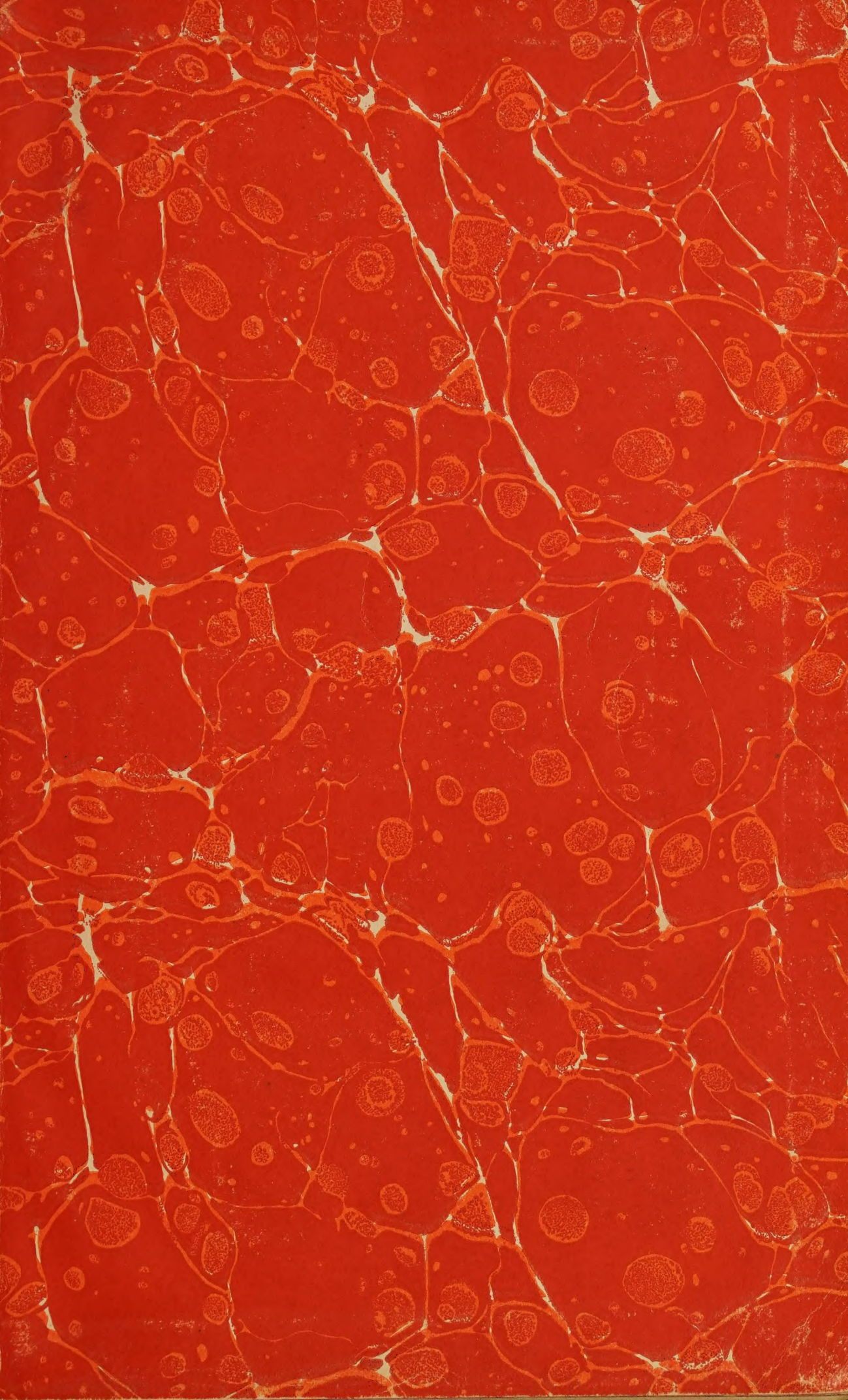
LIBRARY  
OF THE  
UNITED STATES  
DEPARTMENT OF AGRICULTURE

Class 442.8

Book Gx282  
v. 5, 1923

8-1577



















20  
34

5

814  
259  
39





# GENETICA



# Genetica

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

REDACTIE

DR. J. P. LOTSY

VIJFDE DEEL



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF  
1923



## INHOUD

## VERHANDELINGEN

	Blz.
BREMER, G., A cytological investigation of some species and species-hybrids of the genus <i>Saccharum</i> . (with illustrations). . . . .	97, 273
FRUWIRTH, C., Eine auffallende Linsen-Wickenbastardierung. . . . .	481
HONING, J. A., <i>Nicotiana deformis</i> N. Sp. und die Enzymtheorie der Erbllichkeit (mit 2 Tafeln) . . . . .	455
LINDSTROM, E. W., Genetical research with maize. . . . .	327
LOTSY, J. P., A peculiar eye-color among Malamute-dogs. . . . .	77
LOTSY, J. P. and K. KUIPER, A preliminary statement of the results of Mr. Houwink's experiments concerning the origin of some domestic animals II—IV (with 2 coloured plates and illustrations) . . . . .	1, 149, 357
MOL, W. E. DE, Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance (with 6 plates) . . . . .	225
NABOURS, ROBERT K., A new dominant color pattern and combinations that breed true in the grouse locusts (with 1 coloured plate). . . . .	477
PRELL, H., Die Theorie der Rhegmatypie (Mit Figuren). . . . .	177
—, Der vererbungstheoretische Charakter der Parthenogenese (Mit Figuren) . . . . .	191
SCHREINER, ALETTE, Zur Erbllichkeit der Kopfform. . . . .	385
SCOTT, D. H., F. R. S., The origin of the Seed-plants ( <i>Spermo-phyta</i> ) . . . . .	51
TAMMES, TINE, Das genotypische Verhältnis zwischen dem wilden <i>Linum Augustifolium</i> und dem Kulturlein, <i>Linum Usitatissimum</i> (mit 1 farbigen Tafel) . . . . .	61
WOLDA, G., Akklimatisierung und Deklimatisierung. Resultate ornithologischen Untersuchungen in den Jahren 1907—1923 (mit 2 Tafeln) . . . . .	497



## BOEKBESPREKINGEN

(blz. 79—96, 209—224, 377—384, 527—533)

- AKERMAN, A., Untersuchungen ueber Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *E. montanum* door J. P. LOTSY. (79).
- BAKKER, LEWELLYS F., The relation of the Endocrine Glands to Heredity and Development, door J. P. LOTSY. (93). — BATESON, B. W., Interspecific Sterility, door J. P. LOTSY. (88). — BEEBE, WILLIAM, A monograph of the Pheasants, door J. P. LOTSY. (83). — BENDER, HAROLD H., The home of the Indo-Europeans, door J. P. LOTSY. (209). — BENEDICT, R. C., Which Boston Fern is best?, door J. P. LOTSY. (209). — BRAINERD, EZRA, Violets of North America, door J. P. LOTSY. (209). — BRAINERD, E., and A. K. PEITERSEN, Blackberries of New England, door J. P. LOTSY. (377). — BRIDGES, C. B., Current Maps of the Location of the Mutant Genes of *Drosophila melanogaster*, door J. P. LOTSY. (79).
- COCKAYNE, L., The Southern-Beech (*Nothofagus*) forests of New Zealand, door J. P. LOTSY. (212). — CRAMER, P. J. S., Coffees of the Dutch East-Indies, door J. P. LOTSY. (215).
- DAVIS, B. M., Species Pure and Impure, door J. P. LOTSY. (379). — DÜRKEN, B., und H. SALFELD, Die Phylogenese, door M. A. VAN HERWERDEN. (221).
- GOLDSCHMIDT, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft, door M. J. SIRKS. (527). — GLÜCK, H., Ueber die Vielgestaltigkeit der weissen Seerose, door J. P. LOTSY. (94).
- HARRISON, J. W. H., Interspecific Sterility, door J. P. LOTSY. (88). — HONING, J. A., Canna Crosses I, door J. P. LOTSY. (380).
- ISSAJEW, W., Vererbungsstudien an tierischen Chimaeren, door M. A. VAN HERWERDEN. (381). — JUST, G., Practische Uebungen zur Vererbungslehre für Studierende, door M. J. SIRKS. (527).
- KAPPERT, H., Ist das Alter der zu Kreuzungen verwandten Individuen auf die Ausprägung der elterlichen Merkmale bei den Nachkommen von Einfluss?, door J. P. LOTSY. (80). — KITAHARA, Ueber die Entstehung der Zwischenzellen der keimdrüsen des Menschen und der Säugetiere und ueber deren physiologische Bedeutung, door M. A. VAN HERWERDEN. (222). — KLEIN, G., Die Verbreitung des Hesperidins bei den *Galieae*, door J. P. LOTSY. (81). — KNIEP, G., Untersuchungen ueber den Antherenbrand, door J. P. LOTSY. (528).
- LOTSY, J. P., Interspecific Sterility, door J. P. LOTSY. (88).
- MOENS, J. C. B., De kinacultuur in Azië, door J. P. LOTSY. (224). — MOLL, W. E. DE, De wetenschappelijke beteekenis van de veredeling der Hollandsche bloembolgewassen. Eerste deel, door J. P. LOTSY. (531).
- OLIVER, F. W., *Spartina* problems, door J. P. LOTSY. (382).
- RASMUNSON, H., Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier *Godetia*-Arten und ihrer Bastarde, door J. P. LOTSY. (79). — RUGGLES GATES, R., Interspecific Sterility, door J. P. LOTSY. (88).
- SCHEIDT WALTER, Einführung in die naturwissenschaftliche Familienkunde, door G. P. FRETS. (384).
- WASSINK, W. F. en C. PH. WASSINK—VAN RAAMSDONK, Erfelijkheid van Kanker, door M. A. VAN HERWERDEN. (532).

DEEL V. AFL. 1

JANUARI 1923

# Genetica

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

ONDER REDACTIE VAN

DR. J. P. LOTSY



S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF

1923

## INHOUD

	Blz.
A PRELIMINARY STATEMENT OF THE RESULTS OF MR. HOUWINK'S EXPERIMENTS CONCERNING THE ORIGIN OF SOME DOMESTIC ANIMALS, by J. P. LOTSY and K. KUIPER (with 2 illustrations and 2 coloured plates)	1
THE ORIGIN OF THE SEED-PLANTS ( <i>SPERMOPHYTA</i> ), by D. H. SCOTT, F. R. S. . . . .	51
DAS GENOTYPISCHE VERHÄLTNIS ZWISCHEN DEM WILDEN <i>LINUM ANGUSTIFOLIUM</i> UND DEM KULTURLEIN, <i>LINUM USITATISSIMUM</i> , von TINE TAMMES (mit einer farbigen Tafel) . . . . .	61
A PECULAR EYE-COLOR AMONG MALAMUTE-DOGS, by J. P. LOTSY . . . . .	77
BOEKBESPREKING, door DR. J. P. LOTSY . . . . .	79
C. B. BRIDGES, Current Maps of the Location of the Mutant Genes of <i>Drosophila melanogaster</i> . — A. AKERMAN, Untersuch- ungen ueber Bastarde zwischen <i>Epilobium hirsutum</i> und <i>E.</i> <i>montanum</i> . — H. RASMUNSON, Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier <i>Godetia</i> -Arten und ihrer Bastarde. — H. KAP- PERT, Ist das Alter der zu Kreuzungen verwandten Individuen auf die Ausprägung der elterlichen Merkmale bei den Nach- kommen von Einfluss? — G. KLEIN, Die Verbreitung des Hesper- idins bei den <i>Galieae</i> . — WILLIAM BEEBE, A monograph of the Pheasants Vol. II. (with one illustration). — A. R. BROWN, The Andaman Islanders. — WILLIAM BEEBE, A monograph of the Pheasants. Vol. III. — B. W. BATESON, R. RUGGLES GATES, J. W. H. HARRISON, J. P. LOTSY, Interspecific Sterility. — LEWEL- LYS F. BARKER, The relation of the Endocrine Glands to Heredity and Development. — H. GLÜCK, Ueber die Vielgestaltigkeit der weissen Seerose.	

---

## BERICHT

Dorénavant „Genetica” publiera les *articles originaux* en Allemand,  
Anglais, Français ou Hollandais, selon le choix des auteurs.

In future *original articles* for „Genetica” can be written in Dutch,  
English, French or German according to the preference of the  
authors.

Künftighin können, nach Wahl der Autoren, *Originalmitteilungen* in  
„Genetica” Deutsch, Englisch, Französisch oder Holländisch abge-  
fasst werden.

---

A PRELIMINARY STATEMENT OF THE RESULTS OF MR.  
HOUWINK'S EXPERIMENTS CONCERNING THE ORIGIN OF  
SOME DOMESTIC ANIMALS

by

J. P. LOTSY and K. KUIPER

II

(with 2 coloured plates)

THE ORIGIN OF OUR DOMESTIC POULTRY

When MR. HOUWINK began his experiments, it was generally believed, that all our domestic poultry had descended by mutation from the wild *Gallus bankiva*, which occurs up to the present day all over the Northern and Northeastern part of British India, Burma, Siam, the Southern part of French Indo-China, the Malay states and on various isles of the Malay Archipelago. The habitat of this Linnean species lies therefore to the West-Southwest and South of China, so that the statement — quoted by DARWIN — from a Chinese Encyclopaedia, that „fowls are creatures of the West and were introduced into China in a dynasty 1400 B. C.” is in accordance with this presumption.

Unfortunately however all other wild species of *Gallus* with the exception of one, also occur West or Southwest of China to wit *Gallus sonnerati* in British India also and *Gallus lafayetti* on Ceylon, while *Gallus varius* or *furcatus* alone, occurs South East of China on Islands of the Malay-Archipelago to wit on Java and adjacent isles.

So that, even if one accepts the view that the Chinese received their poultry from the West as absolutely reliable, there is still a possibility that domestic poultry owes its origin to one of three species to: *G. bankiva*, *G. sonnerati*, *G. lafayetti* or to hybridization of these. DARWIN is adverse to accept a multiple origin of our domestic fowl because (Animals and Plants under Domestication, Vol I p. 250/251) „the four



known species of *Gallus* when crossed with each other, or when crossed, with the exception of *G. bankiva*, with the domestic fowl, produce infertile hybrids". Or, even at that time, this statement was not correct, nay, it was in contradiction with a previous statement of DARWIN himself l. c. p. 246 „Out of 500 eggs raised from various first crosses and hybrids, between *G. sonnerati*, *bankiva* and *varius*, only 12 chickens were reared and of these only three were the product of hybrids inter se". Only, in the case of crosses with *G. lafayetti* the statement as to sterility holds good, but it refers (l. c. p. 246) to two hybrids only, one male and one female.

It may be mentioned here already, that one has to be exceedingly careful when drawing conclusions as to sterility from non-success in breeding in one or even during several seasons. External conditions: the way in which the animals are kept, the food given to them, the conditions of the weather, the way in which the eggs are hatched etc. etc. have a very great influence on the result.

A very striking instance will be given in detail later on: in 1922, an exceptionally wet year, not a single egg of any of our hybrids hatched, while previously we had obtained even  $F_5$  birds from the cross *Bankiva-Sonnerati*, so that, if our hybrids had been sent this year to an expert for judgement he would undoubtedly have pronounced *all* of them sterile. The supposed sterility of the hybrids of wild fowl, was however not the sole, nor even the chief reason for DARWIN to accept *Gallus bankiva* as the only ancestor of our domestic fowl. In this, he relied chiefly on the many cases of reversion among domestic poultry to the plumage of *bankiva*. How little the significance of „reversion" and inheritance was at that time understood, the following quotation l. c. p. 285 may show:

„I reared several birds from the white Silk hen by the Spanish cock: all were coal black [as the father] <sup>1)</sup>, and all plainly showed their parentage in having blackish combs and bones; none inherited the so called silky feathers, and the non-inheritance (sic) of this character has been observed by others. The hens never varied in their plumage. As the young cocks grew old, one of them assumed yellowish-white hackles and thus resembled in a considerable degree the cross from the [previously mentioned] Hamburgh hen; the other became a gorgeous bird, so much so that an acquaintance had it preserved and stuffed simply from its beauty. When stalking about it closely resembled the wild *Gallus bankiva*, but with the

---

<sup>1)</sup> words between square brackets added by us.



red feathers rather darker. On close inspection one considerable difference presented itself, namely, that the primary and secondary wing-feathers were edged with greenish-black, instead of being edged, as in *G. bankiva*, with fulvous and red tints. The space, also, across the back, which bears dark-green feathers, was broader and the comb was blackish. In all other respects even in trifling details of plumage, there was the closest accordance. Altogether it was a marvellous sight to compare this bird first with *G. bankiva*, and then with its father, the glossy green-black Spanish cock, and with its diminutive mother, the white silk hen. This case of reversion (sic) is the more extra-ordinary as the Spanish breed has long been known to breed true, and no instance is on record of its throwing a single red feather. The Silk hen likewise breeds true, and is believed to be ancient, for ALDROVANDI, before 1600, alludes probably to this breed, and described it as covered with wool. It is so peculiar in many characters that some writers have considered it as specifically distinct; yet, as we now see, when crossed with the Spanish fowl, it yields offspring closely resembling the wild *G. bankiva*'.

As we shall presently show that hybrids between at least three of the wild species of fowl are fertile, and as we now know, ofcourse, that the cases of supposed reversion, mentioned by DARWIN, are merely cases of recombination of „factors” after crossing, the argument in favor of the monophyletic origin of all domestic poultry from *Gallus bankiva* is very weak indeed. Still BEEBE (A Monograph of the Pheasants Vol II) as late as 1921 adheres to this supposition; notwithstanding his statement on p. 169: „All four species will cross with one another, and the hybrids are more or less fertile among themselves”, while the way in which he expresses himself certainly shows a strong conviction (p. 170): „There is no doubt that the Red Junglefowl alone is the direct ancestor of all of our domestic poultry, so this question is removed from the discussion”. Although no special reasons for this conviction are given, the text shows that it is based on practically the same evidence as adduced by DARWIN to wit reversion and the readiness of *G. bankiva* to cross with domestic poultry with which it gives fertile hybrids.

The cases of reversion given are the following ones: the occurrence of *bankiva*-like birds in the forests of Tahiti, where they can only be descendants of barnyard-fowl (fide: TOWNSEND Journey to the Sandwich-islands etc. 1839 p. 289), a similar statement of Finch Proc. Zool. Soc.

1877 p. 780 as to *bankiva*-like birds from Ponapé almost indistinguishable from real *bankiva*'s from Sumatra; again such a statement by GUILLEMAND Proc. Zool. Soc. 1885 p. 272 in regard to *bankiva*-like birds from Sulu-Island, Rushai and Ponapé, also a statement of the same kind by HARTERT „Novitates zoologicae X p. 176, as to birds indistinguishable from real *bankiva*'s inhabiting in large numbers the island of Wetter, north of Timor. This author gives however as a minor alternative the possibility that wild-caught *bankiva*'s may have been introduced on Wetter. It must however be remembered that BEEBE evidently goes very far in accepting reversion, he even seems to doubt the genuineness of the *bankiva*'s found on Java, of which he says l. c. p. 177:

„My own researches in this island (Java) have led me to the certain belief that the Red Junglefowl is a recent introduction, an intruder into the territory of the true Javan bird (*Gallus varius*). Many more instances might be adduced of quite clear proof of the running wild of domestic fowls, and while I shall allude to this in another connection, I mention it here only to emphasize the importance of trying to limit the range of this bird to the natural, normal boundaries. I admit Sumatra as a valid locality, because of the corresponding distribution of several species of pheasants, such as the Malayan crestless fireback (*Acomus erythrophthalmus*) and the Malayan argus pheasant (*Argusianus argus*)'.

As to the readiness with which *bankiva* crosses habitually with domestic fowl, BEEBE gives several instances. Referring to the direct and swift flight of wild Junglefowl he says l. c. p. 181:

„This facility of flight seems all the more striking when we see it displayed by the village fowls of many parts of the East. When, in riding over the trails or Government roads in the Malay states, one comes suddenly upon a group of fowls, instead of blundering ahead or with frightened squawks and frantic, awkward beating of wings flopping toward their native coops, they often rise swiftly, and with the greatest ease fly out over the steep slope, all together like a flock of doves, then circle around and come back to the road some distance behind. This reveals clearly the recent admixture of wild blood, and is correlated with a much lower fertility than exists among more carefully bred domestic strains. Further: l. c. p. 196 „It is difficult to say whether Junglefowl in general are decreasing or are at least holding their own. If we consider only the isolated, really pure strains, they are unquestionably becoming fewer in numbers, but those which haunt the vicinity of villages

and cultivated districts, although shot frequently and suffering from the many enemies, such as snakes and small carnivores, which make life a burden for the village fowl in India, yet are constantly gaining recruits from the ranks of the domestic birds" Crossing with domestic fowl seems to be very general in British-India, so that BEEBE says in his „detailed description" l. c. p. 207 :

*Adult male.* As I have emphasized in the course of narration of this species, the constant interchange of blood, the continued crossing of the wild Red Junglefowl with native birds, has brought an amount of variation in both habits and coloration which is unique, among pheasants. The following descriptions of the birds refer to specimens which appear to be pure-blooded, from birds which were secured at a considerable distance from human habitation".

This crossing with barnyard poultry however is not limited to *Gallus bankiva*, so that this argument in favour of *bankiva* being the only ancestor of our domestic poultry carries no great weight. BEEBE himself says of *Gallus lafayetti* — the species limited to Ceylon — I believe that very rarely the wild Junglecock crosses voluntarily with the native poultry, and here and there hybrids resulting from such interbreeding are to be found in the native villages" and of *Gallus sonnerati* l. c. p. 243 he says even „While there is no doubt that the red species (*bankiva*) is the direct ancestor of all of our poultry, the rather close relation of the grey bird (*sonnerati*) is shown in the facility with which it crosses with the descendants of its generic relative. In the native villages of Kanara and elsewhere, it is not a rare sight to see hybrids which possess more or less perfectly the bright sealing-wax hackles of one parent, while they have inherited sufficient domestic instincts to induce them to remain with the other inmates of the compound".

No wonder therefore that BEEBE's opinion, that all poultry descends from *Gallus bankiva* only is not generally accepted. In his article on „l'Hybridisme dans la Genèse des races domestiques d'Oiseaux. Genetica IV p. 364—374, GHIGI not only considers the possibility of the origin of our domestic poultry from hybrids between *bankiva*, *sonnerati*, and *varius*, but even suggests that in the promotion of races like Cochins and Brahma's which lay darkbrown eggs a fourth species — now extinct — may have taken part. Speaking of these large races, which he calls „des races hétérosomes", he says l. c. p. 370 :

„Les races hétérosomes, avec leurs petites ailes, disproportion-



nées à la grosseur du corps, offrent beaucoup d'analogies avec ces oiseaux qui, ayant vécu dans le plus parfait isolement insulaire, ont perdu la faculté de voler. Si le *Didus ineptus* et le *Pezophaps* au lieu d'être détruits, auraient été transportés dans nos fermes, et avaient pu en supporter le climat, ne dirait-on pas peut-être qu'ils offrent le plus bel exemple de variation régressive due à la domesticité? Comme les îles Mascarènes et les Galapagos possèdent des tortues gigantesques, et comme les premières ont possédé en une époque historique, des oiseaux très voyants ainsi il ne faut pas exclure que quelque île de l'Océan Indien n'ait possédé autrefois, des poules incapables de voler, que l'homme a amenées en esclavage".

We therefore see, that from the facts at our command, we are unable to judge whether a monophyletic or a polyphyletic origin of our poultry is the more probable, certainly the diversity of *Gallus bankiva* in nature is so slight, that it is well nigh inconceivable that this linneon alone should have given rise to all our domestic races. Still, as has been said, BEEBE adheres to this opinion and gives a Chapter I. c. p. 205—207 on „The Cock in Human History" and one I. c. p. 191—196 entitled „Relation to Man", in which he tries to trace back the origin of our domestic breeds to *Gallus bankiva*. I shall give a review of his remarks in the following chapter.

#### HISTORICAL DATA ABOUT THE ORIGIN OF OUR DOMESTIC POULTRY

Tradition carries back the domestication of the cock in China to as early as 1400 B. C. and the modern name for the bird, *ki* or *kai*, can be traced to the Chou Dynasty (1122—249 B. C.). In a very ancient dictionary *ki* is defined as „the domestic animal which knows the time". In the *Ir-ya*, a glossary of the time of Confucius, it again is found. Originally an object for sacrifice in China, its inhabitants were quick to see the utilitarian value of the fowl, and to breed several distinct races.

In India, there is in the Indus period of the Aryan invasion, the time of the Rig Veda, no mention of the cock, but about 1000 B. C., when the Aryans had reached the Ganges, in the Atharva and the Yajur Vedas, the cock is well known. This emphasizes the significance of the fact that Solomon's Phoenicians, who found and imported the pea-cock from that part of India which they could reach by sea, did not find the cock. Bactria and Persia must, judging by the part which the cock plays

in Persian religion and mythology have been reached at a very early date, certainly considerably before 600 B. C.

The first mention of the cock in Grecian literature is by Theognis about 525 B. C., but his image occurs on coins from the temple of Artemis at Ephesus of at least 700 B. C. To the Greeks the fighting abilities of the cock appealed strongest, to them he was primarily a game-cock, and cock-fights were the commonest representations on coins. Greek mythology makes no mention of the cock, neither is it referred to in either Hesiod or Homer.

The establishment of the cock in Greece was only a slight advance compared with the steady progress along the line of the Iranian invasion, which carried the bird through Bactria and Persia on into Scythia and Europe, stretching across finally to the British Isles and spreading down from Gaul into Central Italy. Long before Greek colonists carried the bird to south Italy, it had passed on to the Northward, and was being carried southward through Italy on the line of an independent advance. The first European distribution of the cock was overland rather than by sea, or by coastal colonists. The Romans found it well established in Gaul, England and among the Germans. The Greeks knew it as a Persian bird, the Romans called it *gallus* after their return from Gaul. Caesar tells of the religious significance of the cock among the Gauls.

The Greeks carried the cock southward to the Phoenician cities, but only at a late date did it become well established on the Syrian mainland. As early as 700 B. C. the Assyrians and Babylonians received the fowl from the Medes and Persians, where it had been known since 1000. We do not know where the Aramaeans — inhabiting the lands stretching from the western frontiers of Babylonia to the highlands of Western Asia — got it but from them the Jews in Palestine received it about 200 B. C. The cock is consequently not mentioned in the Old Testament, while both the New Testament and the Talmud refer to it. There is no image of the cock on Egyptian monuments before the Roman period, no cock or hen is known to have reached Egypt before 50 B. C. It is very strange indeed that no hint of chickens or fowl should have been brought by the Persians or the Grecian mercenaries of Psammetichus to Egypt.

All this evidence clearly points to India as the origin of our domestic poultry, but, of course leaves the question whether it descended from one or more of the Indian native species entirely open.



Nor does BEEBE's chapter on the relation of the cock to man throw any light on this momentous question. According to him Cochin China fowls, including brahma's and langshans, are misnamed as they originally came from Shanghai. Neither did the Brahmas come from the vicinity of that river, but were produced in the United States by crossing a variety of Malay fowl with Cochins. By crossing the latter with Dominiques, the Plymouth rock was produced. The long-tailed fowls of Japan the so-called Yokohama, Shinowara or Phoenix-fowls owe their long tails, reaching sometimes a length of over twenty feet to the non-moult of the tailcoverts and central rectrices. It is an extremely old race, which is said to have been known in Corea already before A.D. 1000. Their fertility is very low, three fertile eggs out of twenty being considered an excellent average. Within the last few years crossing with black minorcas and white leghorns has been practised, and the non-moult of the posterior dorsal feathers was found to be a dominant factor.

As it could hardly be conceived how by any process of variation so many different races could have been obtained from *Gallus bankiva*, and as there was direct proof, that all or at least a large number of the more modern races had been obtained by crossing, Mr. HOUWINK decided to attack the problem from the experimental side, and began by procuring each of the now existing wild species.

#### THE WILD SPECIES OF GALLUS

BEEBE gives the following characters of this Genus, in which he admits four species: *Gallus gallus* (Bankiva) *Gallus lafayetti*, *Gallus sonnerati* and *Gallus varius* or *furcatus*.

All are birds of medium size, characterized in the cocks by the following features:

„The bill is stout, fairly short and curved, and the feet are strong and preeminently fitted for scratching. There is a large, erect, fleshy comb on the top of the head, extending from the base of the bill to behind the eyes, with the margin serrated or entire. The sides of the face, chin and throat are bare, either with two pairs of wattles situated below the ears and on each side of the throat, or a single median wattle down the middle of the throat.”

„The tail is composed of seven or eight pairs of feathers. This organ is strongly laterally compressed, and slightly graduated except the cen-

tral pair of rectrices, which are much longer than the others, soft in texture und curved, resembling the upper tail-coverts. These are about twice as long as the second pair, and four times the length of the outer rectrices. The first primary is considerably shorter than the tenth, the fifth being the longest. The tarsi are longer than the middle toe and armed with well-developed spurs”.

„The feathers of the rump are long and lanceolate, and the hackles of the neck are of the same character, or if truncate have a specialized curve in the vane near the tip, and show iridescent colouring”.

„All four species will cross with one another, and the hybrids are more or less fertile among themselves. The moult is typically Phasianine, that of the tail being from the outer rectrices inward. In the females the comb is rudimentary, while the wattles, specialized hackles, central rectrices and spurs are lacking. Thus we see that the secondary sexual characters are the comb, wattles, hackles, central tailfeathers and spurs.

The only one of these characters which may be taken, to distinguish the genus is the comb. The compressed tail is found in *Lophura*, *Acomus*, *Lobiophasis* and others; the lateral wattles and the hackles in *Chrysolophus*, and the median wattle in *Tragopan*”.

„The four species fall into two quite distinct but unequal divisions, good subgenera they might be called; first: *gallus*, *lafayetti* and *sonnerati*, and second: *varius*. These have been considered as two genera (*Gallus* and *Creagrius*) by a few writers e.g. GHIGI 1903. *Varius* possesses the peculiarities of a smooth-edged comb, a median throat wattle, truncated neck hackles and an extra pair of rectrices. Taking the group as a whole, however, the hiatus between the four species and the nearest related genera seems much greater than between the two groups themselves. So I choose to keep them together. And here comes the question of logicity; whether by doing this I have not been somewhat illogical in comparison with other generic divisions. This is of not the slightest moment to me. No two genera of the *Phasianidae* or any other group of organisms, as now isolated by time and space on earth, are separated from each other by exactly the same intervals of character distinction. Classification, we all admit, is merely the make-shift, incident upon, and made necessary or indeed possible by, our ignorance of intervening forms. Hence relative clarity of interrelations is its sole aim. In this instance the genus *Gallus*, considered as embracing all four forms, expresses much more exactly the homogeneity of the quartet as

a whole than would the isolation of *varius*, such segregation setting it as far apart from *Gallus* as is the genus *Chrysolophus*.

„Study of the plumage of the four species shows a tangle of characters which can be logically oriented only when we think of all four birds having descended from some form quite different and much more generalised than any of them are to-day <sup>1)</sup>. For example, taking the cocks first, the ventral plumage brings *gallus* and *varius* close together; the dorsal surface shows a close similarity between *gallus* and *lafayetti*. *Sonnerati*, while it has a general body plumage of a much more generalised pattern and coloration than any of the others, has hackles and wing-coverts more specialised than in the other three, the peculiar sealing-wax-like spots deserving of as great distinction as some would give to *varius* for its peculiar characters”.

„The hens, on the contrary, show propinquities entirely unlike those of the respective cocks. The ventral plumage associates closely *lafayetti* and *sonnerati*, while the dorsal patterns and colours indicate an affinity between *gallus* and *sonnerati*, and the generalised black and white wing-bars link *lafayetti* and *varius*”.

BEEBE then gives the following key to the genus:

#### GALLUS.

	Type.
<i>Gallus</i> Linnaeus, Faun. Suecica 1746 p. 1 . . . . .	<i>G. gallus</i> .
<i>Alector</i> Klein, Hist. Av. Prodr. 1750 p. 3 . . . . .	<i>G. gallus</i> .
<i>Creagrius</i> Gloger, Hand- u. Hilfeb. 1842 p. 387 . . . . .	<i>G. varius</i> .

This well-marked group of four species is widely distributed throughout India, Burma and the Malay Peninsula, Ceylon and Java. Where it occurs outside of these regions it has probably been introduced by man <sup>2)</sup>.

#### Key to *Gallus*

- I. Comb and spurs largely developed, middle pair of tail-feathers elongated (males).

<sup>1)</sup> It seems to us more logical to assume that they are segregates from some former cross, as Beebe himself has shown a number of forms of pheasants, described as species, to be.

<sup>2)</sup> This statement appears to us too sweeping; see f.i. later on, the birds of Celebes.





Map showing the distribution of *Gallus* after BEEBE.  
 Region 1. *Gallus gallus*. 2. *Gallus lafayetti*. 3. *Gallus sonnerati*. 4. *Gallus varius*.

a. A wattle on each side of the throat; tail of 14 feathers.

- |  |                    |
|--|--------------------|
| 1. Lower plumage black . . . . .   | <i>gallus</i>      |
| 2. " " orange-red . . . . .  | <i>lafayetti</i> . |
| 3. " " black, edged with grey and with<br>a white shaft stripe . . . . . | <i>sonnerati</i> . |

b. A median throat wattle; tail of 16 feathers . . . . . *varius*.

II. Comb rudimentary, spurs absent; middle tail-feathers  
 of normal shape (females)

a. Lower back reddish brown, finely mottled with  
 black.

- $\alpha$ . Breast pale reddish-brown . . . . . *gallus*.  
 $\beta$ . Breast white, fringed and marked with black .  
     1. Outer web of secondaries widely barred with  
         buff and black . . . . . *lafayetti*.  
     2. Outer web of secondaries brown, finely mott-  
         led with black . . . . . *sonnerati*.  
*b*. Lower back black, fringed and centred with buff . . *varius*.

## 1. THE RED JUNGLE FOWL

(Plate I fig. 1)

*Gallus gallus* L. Red Jungle fowl.Synonyms: *Phasianus gallus* L. S. N. XII 1766 p. 270.

Grande Caille de la Chine Sonn. Voy. Ind. Orient. II 1782 p. 171.

Hackled Partridge Latham, Gen. Syn. II 1783 p. 766 pl. 66.

*Tetrao ferrugineus* Gmelin. S. N. I 1788 pt. II, p. 761.*Perdix ferruginea* Latham, Ind. Orn. II 1790, p. 651.*Coturnix spadicea* Bonnat, Tabl. Encycl. Méth. I. 1791, p. 218.*Gallus bankiva* Temminck, Pig. et Gall. II 1813 p. 87; III 1815 p. 654.*Gallus ferrugineus* Blyth, Ann. Mag. N. H. XX 1847, p. 387.*Gallus bankiva bankiva* Baker. Jour. Bombay Nat. Hist. Soc. XXV 1917, p. 18.*Gallus bankiva ferrugineus* Baker. Jour. Bombay Nat. Hist. Soc. XXV 1917, p. 3.*Gallus ferrugineus ferrugineus* Robinson and Kloss, Rec. Indian Mus. XIX, p. 14.*Gallus ferrugineus murghi* Robinson and Kloss, Rec. Indian Mus. XIX, p. 15.*Gallus ferrugineus bankiva* Robinson and Kloss, Rec. Indian Mus. XIX, p. 15.

BEEBE: gives the following:

*Brief Description.* — MALE: Crown, neck and hackles golden brown to orange-red, passing into straw yellow on the longer hackles. Mantle, smaller and greater coverts metallic green or purple. Scapulars, back and median wingcoverts dark maroon, shading into orange-red on rump. Exposed parts of secondaries cinnamon. Tertiaries and tail metallic green. Lower parts black. Face and throat thinly feathered; a serrated comb and two gular wattles.



FEMALE: Rusty red on head, shading into orange on neck and pale yellow on mantle with median black stripe. Upper parts reddish brown, finely mottled with black. Secondaries mottled with pale brown on outer webs. Fore neck chestnut. Rest of under-parts pale light red. Face thinly feathered, comb very small.

*Range* North-Eastern and Central India, south through Siam, Cochin-China and the Malay Peninsula to Sumatra. Introduced in many other islands of the East-Indias.

*Detailed description.* ADULT MALE: The following descriptions of the birds refer to specimens which appear to be pure-blooded, from birds which were secured at a considerable distance from human habitation.

Top of the head, neck and upper mantle orange red or dark orange, the longer hackles paling posteriorly into orange or orange-yellow. The latter color is confined to a very wide disintegrated border, the concealed central, solid portions of the vane varying from slightly darker to a smoky brown. These hackles are slender and greatly elongated, covering and concealing the real feathers of the mantle and upper back. Midmantle dull brown, sometimes showing a purplish sheen. Lower mantle and lesser coverts glossed with purplish blue or green. A line of feathers bordering the entire ventral border of the hackles, scapulars, central line of the lower back and median wing-coverts rich dark maroon red, shading into orange-red or orange on the long, soft, hackle-like feathers of the sides of the back, rump and upper tail-coverts. Most of the maroon feathers have a concealed zone of iridescent green. Greater primary coverts dull brown; secondary coverts black, strongly glossed with purplish green. Flight feathers brownish black, the outer margin of the primaries pale brownish buff and the outer half of the outer webs of the secondaries chestnut-buff anteriorly, deepening into tawny toward the tips of the feathers. This colour gradually disappears from the inner secondaries, and is replaced on the tertiaries by a gloss of green. Longer upper tail-coverts solidly glossed with green; the central tail-feathers lack this sheen along the shaft and towards the tip, while it dies out on the lateral rectrices, leaving them dull dark brown. There is no green gloss on the underside of any of the feathers. Ventral surface of the neck, breast and all the under parts uniform brownish black, faintly glossed with greenish. A fleshy, bare, deeply notched *comb* arises from the forehead and crown. There are two rounded *gular* wattles and a large *lappet* growing just beneath the opening of each ear.

The *bill* is dark brown, sometimes reddish toward the base in full-coloured males, and paler at the tip of the lower mandible. The *legs and feet* are lead-coloured or slaty, sometimes rather brown, purplish or tinged with greenish, while again they may be pale slatygrey, irrespective of age, sex or locality. *Iris* light to rather deep orange-red. The *bare skin* of the sides of the head, throat and upper part of the neck in front, smooth and of varying shades of red. The large erect *comb*, thin and deeply notched above, and the two gular wattles vary from deep dull red to bright crimson. When a large series of birds with definite locality labels is examined it is evident that the earlappets tend to be whitish or pinkish-white in Indian birds, and red, like the wattles and comb in birds from Burma and the Malay Peninsula. The proportion is about forty percent of each, leaving twenty percent which are neutral or actually negative. I have seen many Junglefowl from Pahang, Johore and Java, which had the ear-lappets nearly white, and, on the other hand, I have shot birds in southern Garhwal with the lappets showing no trace of light color being indistinguishable in hue from the comb and wattles, even when these were very bright in color. In Northern Burma, I have secured two adult Junglecocks feeding together with several hens in a part of the jungle far distant from any native fowl which respectively showed the two extremes in color of lappets. Where white is present, it is like enamel or polished ivory and changes to violet or blue where it merges into the red of the face or upper part of the lappet. It is true that Indian birds, especially those from the dryer, semi-arid regions, are noticeably pale, while the Junglefowl from the terai and the Malay states are richer, with the red more brilliant. I do not, under the circumstances, however, consider it right to give these subspecific designation. There is a small area in Pahang where the Junglefowl are paler than any Indian birds, probably due to the infusion of some pale domestic strain. (This „propability” of course is a mere assumption). In „Ibis” of 1882 KELHAM says: Whether or not the Malay species, Temminck’s *G. bankiva* is really distinct from the Indian, it is hard to say; but if it is distinct, both kinds are certainly found in the Malay countries; for while stationed in Perak I shot, out of the same tract of Jungle, unmistakable specimens of *G. ferrugineus*, with the rich golden hackles and white earpatches, also birds of far darker, in one case almost black, plumage. But the wild Junglefowl interbreed so much with domestic roosters from the villages, that I cannot help thinking

these dark-coloured birds to be the results of such intercourse, particularly as many of them, though very unlike the typical *G. ferrugineus*, are not like one another, varying much in the intensity of their colouring”.

Weight 1 lb. 12 ozs to 2 lbs. 5 ozs.

Length 630 to 700 mm.; Culmen from nostril 16, wing 235; tail 350; tarsus 77; middle toe and claw 55. Spurs averaging 33 mm., sharp, slender and much curved.

Of Javanese *bankiva*'s the following description is found in VORDERMAN, Salakvogels, Natuurkundig Tijdschrift voor Nederl. Indië XLV, p. 405. It refers to a cock, wounded by a shot on the Salak near Doeréngedeh on Oct. 3d 1882, whose central tailfeathers were lost in catching it. We translate from the Dutch:

„The head is hardly distinguishable from that of a domestic cock. A fine comb reaches until past the back of the head, at some places the comb overhangs by its own weight. Comb and both wattles dark red, and rough to the touch on account of small wartlike spots. The red color of the comb passes backwards into a blue-red [perhaps this wounded cock was cyanotic]<sup>1)</sup>. The upper mandible has the color of dark horn, the lower one whitish. Iris orange. The whole face is naked and of the same color as the comb and the wattles, behind the cheeks the naked skin has many transverse folds. The external earopening is protected by a bunch of parallel small feathers. On the crown a few upright light horse-brown feathers.

Feathers on the occiput dark-sepia. Neck and throat-feathers color of burned sienna, ending into a kind of collar and becoming orange, ventrally reaching over the throat and there covering the black ventral side. Mantle- and back-feathers of a beautiful glossy maroonbrown, towards the tail and the sides the feathers become elongated lancet-shaped and end in clear terra-sienna tints.

Breast, shins and lower leg feathers dullblack. Tailfeathers, so far as still present, black with greenish gloss.

Shoulderfeathers black. The small wing coverts, have just as the mantle a green metallish tint. Primaries dullblack, the four outer ones possessing a narrow horsebrown seam. The most outwardly lying feather of the alula, otherwise black, also has such a brown seam.

---

<sup>1)</sup> remark between square brackets added by us.



Secondaries dullblack, the majority of them has a horsebrown outer web. Inside of the wings darkgrey with black coverts. Legs dark lead color, with sharp spurs.

The stomach contained small pebbles, hard seeds of fruits and rests of insects.

Distance between the tip of the bill and the end of the legs	
stretched backwards . . . . .	510 mm
Idem until the end of the body, without tail . . . . .	300 "
flight. . . . .	690 "
length of wing . . . . .	210 mm
" " bill . . . . .	29 "
culmen rostri . . . . .	17 "
height at the basis . . . . .	9 "
" of comb on crown . . . . .	30 "
width of beak . . . . .	16 "
tarsus . . . . .	75 "
middletoe and claw . . . . .	55 "
hindtoe . . . . .	23 "
length of spur . . . . .	19 "

While this animal had a length of 510 mm., and spurs of 19 mm., BEEBE describes the British-Indian birds as having a length from 630 to 700 mm. and having spurs averaging 33 mm. Corresponding to this greater size the British Indian birds also have larger wings 235 mm., against the 210 mm. of the Javanese ones, while the other measures given are pretty well the same for both kind of birds to wit:

	British Indian	Javanese
culmen rostri . . . . .	16	17
tarsus . . . . .	77	75
middletoe and claw . . . . .	55	55

This may be due to differences in age, to a different diet — the British Indian birds eat, judging from BEEBE's account much more grain than the Javanese ones — or may be a real difference.

The only other description of a cock from the Malay Archipelago which we have been able to find is one by VORDERMAN again, this time of a bird from Celebes in his *Celebesvogels* Nat. Tijdschr. Ned. Indië XLVIII p. 113. There he says:

„The jungle fowl occurs on Celebes for instance in the mountans



Fig. 1. *Gallus bankiva* (after Beebe)



Fig. 2. *Gallus lafayetti* (after Beebe)





reaching down to the beach and west of the Gorontalo river near Kampong Tohe. From there I got a cock very much like the one from the Salak on Java, but possessing behind the ear a naked white spot, which contrasts strongly with the red of the comb of the face and of the wattles. After drying, the color of all these parts is the same. He mentions the following measures:

longest tailfeathers . . . . .	227 mm.	middletoe and claw . . . . .	59 mm.
wing . . . . .	258 „	hind toe . . . . .	24 „
culmen . . . . .	17 „	spur . . . . .	31 „
tarsus . . . . .	84 „		

Comparison of the 3 kinds of cocks in question, as far as the measures given allow, therefore gives:

	British India	Java	Celebes
length . . . . .	630—700	510	?
culmen rostri . . . . .	16	17	17
wing . . . . .	235	210	258
tail . . . . .	350	?	227
tarsus . . . . .	77	75	84
middletoe and claw. . . . .	55	55	59
spurs . . . . .	33	19	31

The question arises at once whether the length of the British Indian and the Javanese birds have been measured in the same way. VORDERMAN gives the length from the tip of the beak to the end of the outstretched legs; unfortunately he does not give the length of the tail. If BEEBE's length refers to the distance from the tip of the bill to the tip of the tail and if the length of the tail of the British Indian and Javanese birds were the same, we would get for the Javanese bird 300 mm. from the tip of the bill to the end of the body + 350 mm. for the tail, which would make 650 mm. thus bringing the Javanese bird within the limits given for British Indian birds.

While writing this, we have taken the measures of the leg of our *ban-kiva* cock 202.6 and find now the following relations:

	Britsch India	Vorderman Java	Our bird from Java. Celebes	parents
tarsus . . . . .	77	75	77	84
middletoe and claw . . . . .	55	55	55	59
spurs . . . . .	33	19	25	31

The most reliable measures are those of the tarsus and middletoe, as the spurs differ greatly with age; from these we feel inclined to believe that the Celebes bird was not a pure *bankiva*.

As to the moult BEEBE l. c. p. 209 says:

Perhaps the most interesting thing about the molt of Red Junglefowl is the partial eclipse plumage into which the cock enters immediately after the breeding season. In this it agrees with *G. sonnerati*. The long, red and yellow hackles are shed, while the remainder of the worn plumage remains intact. They are at once replaced by short, dusky brown or black feathers, not like the hackles of the hen, but very similar both to the hackles of the juvenile plumage and to the normal feathers of the mid and lower mantles, which in the full-plumaged cock are concealed from view by the overlapping, long lanceolate hackles. This eclipse plumage has sometimes a gloss of purplish or purplish blue. The long central tail feathers are sometimes shed simultaneously with the hackles, more often they fall out a little later. In two or three months the regular annual molt begins and the eclipse hackles are shed with the rest of the plumage, and in the autumn the cock is seen in all his resplendent colors, ready for another year of virile life. BEEBE then says that there is no apparent cause for the assumption of this dull plumage, „so that for the present we must be content to state the mere fact that these birds expend a considerable extra outlay of vitality in growing a localised patch of feathers, which lasts only a few weeks, and which in character is both atavistic and like the generalised feathers of the upper back. The time of assumption of this generalised neck plumage varies with the locality. From the terai south of Darjeeling I have a bird in full moult, shot on the twentieth of May, but this is unusually early even for the northern range. In the Malay states, August seems the usual period. Sportsmen who shoot birds in this condition usually consider them as abnormal, perhaps hermaphroditic individuals.”

„I believe that in birds of strictly wild blood and pedigree, this eclipse moult is regular, but in several cocks which I have shot, and in many more which I have trapped, I have noticed a great irregularity and even asymmetry in this moult, due, I am convinced, to the infusion of the blood of native village birds.”

*Juvenile Plumage.* In this phase the neck - and rump - hackles are short and broader, with considerable variation, due to the earlier or later moult of the individual bird. The colours of these feathers are



brighter and more distinct, the dark centres being larger, and the edges yellow, rather than orange. The flight feathers and their coverts are dark cinnamon, mottled and finely vermiculated with black.

BEEBE then gives the following description of the:

*Adult female.* The variation in the plumage of the hen is, within narrower limits, correspondingly as great as in the cock, and, of course, attributable to the same cause e. g. crossing with native birds. The crown of the head is rusty red, shading into orange on the neck and pale yellow on the mantle, all the feathers with a wide black stripe down the centre. On the mantle this stripe is strongly glossed with green. Remainder of the upper plumage, beginning rather abruptly behind the mantle feathers, pale reddish or buffy brown, finely mottled and vermiculated with black, with a conspicuous narrow, yellowish-white line down the shaft. Flight feathers brownish-black, the primaries very narrowly edged with buff. The visible portion of secondaries (fourfifth of the outer web) vermiculated with pale reddish-brown. Tertiaries evenly vermiculated with distinct metallic green sheen on the darker portions. Tail-feathers with rufous brown mottling, confined to the edges of the feathers, and considerable green gloss. Comb sometimes a minute fleshy knob; again a low, inconspicuous noded ridge. Wattles absent, and ear-lappets greatly reduced. Face and upper neck chestnut. Lower neck and breast light red shading posteriorly, and on the sides, into pale buffy-brown, each feather with a pale shaft. The feathers have more or less dark mottling, especially those of the sides, where it takes the form of irregular, concentric bands. The breast and mid-belly is usually monochrome. Undertail coverts blackishbrown with slight brownish mottling.

The bill of the hen is usually paler than that of the cock; but otherwise the colors of the horny and fleshy parts are the same in both sexes.

Weight 1 lb. 2 ozs. to 1 lb. 10 ozs.

Length 420 to 460 mm.; Culmen from nostril 15; wing 185, tail 153; tarsus 60, middletoe and claw 50. Spurs absent.

VORDERMAN gives in *Natuurk. Tijdschrift van Ned. Indië* XLV p. 405 a description of a hen shot Sept. 19. 1882 on the Salak, in the bamboo-region when she flew across the Tji-tjatje. We translate from the Dutch:

„Face nearly bald and flesh colored, On a few places only near the

nostrils and behind the cheeks a few small hairy redbrown feathers, a bundle of which protects the external ear opening. From here downwards along the neck a narrow row of fine redbrown glossy feathers, while the centre of the throat is nearly naked, with only a few small blackish feathers.

The feathers of the crown, neck and the sides of the throat are black with white shafts and ochre yellow seams. These, pointed, feathers are largest on the neck, they become gradually smaller higher up, until the original design is hardly visible on the very small crown-feathers which appear regularly blackish mottled.

The bill has a dark horn color, the lower mandible somewhat pinkish. Rudiments of a comb present. Iris of the color of burnt sienna. Head and breast intensely cinnamom-brown. Belly of similar color, but lighter, while the color of the sides of the posterior part of the belly and of the shins is more greyish brown, thus approaching the color of the dorsal parts.

The feathers of the back are very characteristically designed, they are generally grey-brown mottled with numberless small black points, the middlepart of the otherwise black shaft is white. The same design (the peculiarity of the shafts excepted) is found on the outer webs of the secondaries and on the whole of the tertiaries, also on the central pair of the tailfeathers, while the other tailfeathers are so designed only on the basalpart of the outer web. Otherwise the tailfeathers and the large primaries are rufous black. At the inside of the tarsi small knobs represent the rudiments of spurs. Color of leg and claws led blue.

The stomach contained hard fruits, insects and particles of the soil.

Total length, including the extended legs . . . . .	440 mm.
Idem, without legs . . . . .	132 „
Distance between the tips of the wings adpressed to the body, and the tail . . . . .	105 „
Flight . . . . .	570 „
Length of wing . . . . .	173 „
„ „ beak . . . . .	24 „
Culmen rostri . . . . .	23 „
Height at basis . . . . .	12 „
Width of beak . . . . .	13 „
Tarsus . . . . .	53 „
Middletoe with claw . . . . .	46 „

A comparison of the measures of the British Indian and Javanese bird therefore gives:

	British India.	Java.
Length . . . . .	420—460 mm.	440 mm.
wing . . . . .	185	173 „
tarsus . . . . .	60	53 „
middletoe with claw . . . . .	50	46 „

The Javanese hen thus appears to be somewhat smaller than the British-Indian ones.

There seems to be however some diversity among *bankiva*-hens of the Malay Archipelago. On 12 hens present in the Leyden Museum of Natural History the junior author made the following notes:

The animals differ in color and design of the neck-feathers. Shaft light yellow, web centrally black with yellow seam, the latter usually as broad as the black part, on each side of the shaft. Sometimes however the black part is broader than the yellow one (e. g. n°. 20. Nepaul. Frank) or the reverse (e. g. n°. 22 Minahassa v. MUSSCHENBROEK) and n°. 48, between Kataparah and Tondano, Celebes). The intensity of the yellow also differs in different animals, *very* yellow is f.i. Gorontalo, Celebes n°. 17 and n°. 22 S. Celebes). Unusually pale n°, 14 (HODGSON) and n°. 24 JUNGHUHN, Java 1864.

The breast differs from pure redbrown (shaft lighter) to pale brown. The palest ones are n°. 43 Timor, n°. 48 Celebes and n°. 14 HODGSON. The width of the white parts of the shaft is certainly one of the causes of the paler tint of the breast.

There are also differences in the partridge-colored backcovering, both in the fineness of the grain of the light- and darkbrown design as in the tints of these colors. The contrast between the color of the shaft and that of the web is also much more pronounced in some hens than in others. Very little contrast: n°. 18 Padang, n°. 22 Minahassa, n°. 48 Tondano (Celebes). Occasionally there is a hint of a light seam around the partridge colored feathers, which might lead to pencilled feathers (pelteekening). There are considerable differences in size, perhaps dependant on age, n°. 20 FRANK, a bird from Nepaul is the largest, so that this points to a really larger British-Indian race.

The bald places of the face, wattles and comb have lost their color, the color of the tarsi also is indistinct, n°. 16 appears to be yellowish green, n°. 17 (Gorontalo, Celebes) also has not the appearance of a blue tarsus.



The literature is very extensive; see Beebe l.c. p. 211, we quote here only those articles which deal with distribution:

*Gallus bankiva* Temminck. Horsfield, Tr. Linn. Soc. XIII. 1822, p. 185 *Java*; Adams, Proc. Zool. Soc. 1858 p. 498 (*Simla, S. Cashmere*) Wallace, Proc. Zool. Soc. 1863, p. 486 (*Lombok, Timor*) Walden, Tr. Zool. Soc. VIII, Pt. II, 1872, p. 86 *Celebes*; Hartlaub and Finsch, Proc. Zool. Soc. 1872, pp. 89, 103 *Pelew Islands* Walden, Trans. Zool. Soc. IX, 1877, p. 223 (*Luzon Guimares*) Tweeddale, Proc. Zool. Soc. 1878 p. 953 *Zomboanga* Tweeddale, Proc. Zool. Soc. 1879, p. 73 *Basilan* Meyer, Ibis, 1879, pp. 138, 146 (*Menado and Lombotto, Northern Celebes; Posso, Central Celebes; Togian Islands*; Sharpe, Trans-Linn. Soc. N. S. Zool. I 1879, p. 348 (*Panay, Philippines*; Kelham, Ibis, 1882, p. 1 *Perak*; Guillemard, Proc. Zool. Soc. 1885 pp. 248, 250, 272 *Sulu*; Blasius, Ibis, 1888, p. 374 *Palawan*; Everett List of Birds of Borneo, 1889, p. 199 (*Balabac, Palawan*) Sharpe Ibis, 1890 p. 57 (*Palawan*); Whitehead Ibis, 1890 pp. 40, 57 *Palawan*; Hartlaub, Abh. Nat. Ver. Bremen XII, 1893, p. 324 (*Hainan*; Sharpe, Ibis, 1894, pp. 241, 257. (*Sulu and Bongo Is. Sulu Arch.*); Everett, Ibis, 1895, p. 32 (*Balabac Is.*); Hartert Novitates Zoologicae, V, 1898, pp. 61, 69 (*Marianne Is.*); Robinson and Kloss Ibis, 1910, p. 672, *Trang*.

*Gallus ferrugineus* Blyth. Adams, Proc. Zool. Soc. 1859, p. 185, *S. Cashmere*; Irby, Ibis, 1861, p. 234 (*The Terai of Oudh and Kumaon*); Beavan, Ibis, 1868, p. 381, *Darjeeling, Sikhim and Bhootan Terai, Umballa; valley of the Salween and in Tenerassim, Maunbhoon*; Brooks, Ibis, 1869, p. 60, *Naina Tal, Almorah*; Bulger, Ibis, 1869, p. 170 (*Leebong, Sikhim*; Swinhoe, Ibis, 1870, p. 357, *Hainan*; Ball, Stray Feathers II 1874, p. 426 (*Chota, Nagpur*; Hume ibid. II 1874, p. 482 (*Pahpoon, Tenerassim, Amherst*; Blyth and Walden, Cat. Mammals and Birds, *Burma*, 1875, p. 149 (*Tonghoo*); Hume, Stray feathers III, 1875, p. 171, *Upper Pegu*; Armstrong ibid. IV, 1876, p. 338. *Irawaddy Delta, China Baker*; Finsch, Proc. Zool. Soc. 1877 p. 780, *Ponapé*; Hume and Inglis, Stray Feathers V, 1877, p. 44 (*North-eastern Cachar*); Wardl-Ramsay-Ibis, 1877, p. 468 (*Karen-nee, Burma, Nest*; David et Oustalet Ois-Chi, ne 1877, p. 420 (*Cochin China, Hainan*); Anderson, B. W. Yunnan, 1878, p. 669 (*E. of Kachan, Hills, Upper Burma*; Hume and Davison, Stray Feathers VI, 1878, pp. 442, 521 (throughout *Tenerassim*; Ball, Stray Feathers, VII, 1878, p. 225 (*from the Ganges to the Godaver*; Hume ibid. VIII, 1879, p. 68 *Malacca, Wellesley Province*; Scally ibid., pp.

348, 367 (*Nepal*); Salvad. Ann. Mus. Cir. Gen. XIV, 1879, p. 251 (*Sumatra*); Andersson, Zool. Results. Yunnan, 1879, p. 669 *Bhamo*; Bingham, Stray Feathers, IX, 1880, p. 195 (*Thoungyeen Valley, Tenerassim*). Fasson, *ibid.* p. 205 (*Chittagong*); Finsch, Ibis, 1881, p. 114 (*Kushai and Ponapé Is. Caroline Arch.*; Müller-Journ. f. Ornith. 1882, p. 432 (*Salanga Is.*); Kelham, Ibis, 1882, pp. 1—2 (*Perak W. Maylan Peninsula*); Nicholson, *ibid.* p. 65 (*Gounong Trang and Kitta Djama, S. E. Sumatra*); Oates, Stray Feathers X, 1882, p. 236 (*Pegu*); Oates, Birds British Burma, II, 1883, p. 322 (*Siam*); Nicholson, Ibis, 1883, p. 255 *Tandjong Djete, near Lake Ranau, 1700 ft. Central Sumatra*; Marshall, Ibis, 1884, p. 423 (*Chamba*; Büttikofer, Notes Leyden Museum IX, 1887, p. 78, *Padang W. Sumatra*; Raylor, Stray Feathers X, 1887, p. 531, *Orissa*; Hume *ibid.* XI, 1888, p. 304 (*Assam, Sylhet, Cachar, Manipur and British Burmah*); Hartert Journ. f. Ornith. 1891, p. 301, *Mindoro*; Styan, Ibis, 1893, p. 435, *Hainan*; Clarke, Ibis, 1895, p. 479 (*Is. of Negros*); Hartlaub. Abh. nat. Ver. Bremen, XIV, 1898, p. 371 *Hainan*; Baker, Jour. Bombay Nat. Hist. Soc. XII, 1899, p. 487. (*North Cachar*); Inglis, Jour. Bombay Nat. Hist. Soc. XII, 1899, p. 676 (*Hylakandy Dist. Cachar*); Clarke, Ibis, 1900, p. 360 (*melanistic specimen from Negros*; Rippon, Ibis, 1901, p. 556 (*Southern Shan States, up to 3500 feet*; Hartert, Novitates Zool. IX, 1902, p. 218, *Sumatra*; Meyer, Notes Leyden Museum XXIV, 1904, p. 235 (*South east Celebes*); Hartert, Novitates Zoologicae XI, 1904, p. 174 (*Wetter Is. N. of Timor*; Macdonald Jour. Bombay Nat. Hist. Soc. XVI, 1906, p. 496 (*Myingau Dist. Burma*; Baker *ib.* XVII 1907, p. 764 (*Singapore*); Ward *ibid.* p. 944 (*Kashmir and Jammu*); Baker, *ibid.* p. 971 (*Khasia Hills*); Macgrath *ibid.* XVIII, 1908 p. 298 (*Thandiani, Hazara Dist.*); Harrington, *ibid.* XIX 1909, p. 309 (*Bhanco Dist.*); Harrington *ibid.*, p. 365 (*Rangoon Dist.*); Hatert, Novitates Zoological, XVII, 1910, p. 191, *Hainan*;

*Gallus gallus* Grant; Bournsand and Worcester, Minn. Acad. Nat. Sc. acc. Papers, I, 1894, p. 29, *Philippines*; Oates Jour. Bombay Nat. Hist. Soc. X, 1895, p. 112 (*Ruby Mines, Burma*); Grant, Ibis, 1895, p. 471 (*North Luzon*); Hatert, Novitates zoologicae III, 1896, p. 164 (*Bulekomba, South Celebes*); Hartert *ibid.*, pp. 564, 598 (*Lombok*); *ibid.*, V, 1898, p. 124 (*Timor*); Whitehead, Ibis, 1899, p. 493 (*Philippines*), from *Fuga Is. to Basilan*; Grant, Ibis, 1900 p. 606 (*Wei-yuan, South Yunnan*) Bonhote Proc. Zool. Soc. 1901, p. 78 (*Khota Bharu, Kelantan, Kwala Selama, Perak*); Grant, Ibis 1906, p. 504 (*Mt. Apo, S. E. Mindanao*,

8000 feet.); Robinson Jour. Fed. Malay States Museum I, 1906, pp. 215, 129 *Malay Peninsula south of Kra*; Robinson, *ibid.* III, 1908, p. 55, *Pahang River*; van Oort, Notes Leyden Museum XXXII, 1910, p. 110 (Western Java).

*Gallus pseudhermaphroditicus* Finn., Jour. as. Soc. Bengal. N. S. LXXI, 1902, p. 85, (*a henfeathered cock*).

*Gallus bankiva bankiva* Baker, Jour. Bombay Nat. Hist. Soc. XXV-1917, p. 18 (*habits*).

—— — *ferrugineus* Baker, *ibid.*, p. 3 (*habits*).

*Gallus ferrugineus ferrugineus* Robinson and Kloss. Rec. Indian Mus. XIX p. 14.

—— — *murghi*, *ibid.*, p. 15.

—— — *bankiva*, *ibid.*, p. 15.

The latter titles refer to efforts to define smaller groups within the Linnean *Gallus gallus*; we shall have occasion to speak of them, when we describe MR. HOUWINK'S initial *bankiva*-material and the progeny obtained from it.

As to the occurrence of *Gallus gallus* in the wild state BEEBE insists on its continuous crossing with domestic poultry, which apparently is much more common in British India than in certain regions at least of Java. This seems to be due to the fact that the favorite haunts of the British India birds are bamboo-jungles in the belt of which many native villages occur and its almost total absence from virgin forests without bamboo. Also the British Indian birds seem to be much more grain-eaters than the Javanese ones with which the senior author is acquainted. It is true that his knowledge is limited to the rainforest on the Malabar-mountain in the Preanger on Java, but as he has been able to observe the Jungle-fowl there for a couple of years his recollections may be worth noting down.

The woods of the Malabar are genuine rain-forests, with giant trees, among which *Castaneopsis*-species are very frequent, while the Coniferae are represented by giant *Podocarpus*. There is a dense underwood and a considerable variety of *Ficus*-trees. Of mammals the most conspicuous are the Banteng (*Bos sondaicus*), the Muntjac (*Cervus muntjac*), black and spotted panthers, while, at great intervals, a rhinoceros which has strayed from the south, visits them. The bungalow of the senior author was situated at Lemah Goenting, at the extreme end of the Government Cinchona plantations, within a few minutes walk of



the border of the virgin forest. Between that forest and the Cinchona-plantations there was a foot path of a few yards width, the best place to shoot the Kasintoe's as the natives there call *Gallus gallus* and many a delicate morsel was there obtained for the kitchen. As the Kasintoe-cocks used to leave the forest towards dusk to look for food in the Cinchona-plantations they could be shot on that footpath when they returned towards the forest; it was, on account of the narrowness of that footpath and on account of the swiftness of their flight, not inferior to that of our pheasants, however not an easy shot. In my memory the number of cocks which came out of the forest was very much larger than that of the hens, probably due to the incubating duties of the latter, it is however certain that hens also were among their number as I remember very well having shot them. Although, at that time, not particularly interested in that bird, except as game, any considerable differences among them would certainly have called my attention, while I have, on the contrary, a very distinct recollection of great uniformity in size and color of the cocks which all were georgeously colored birds in which the maroon of the neckfeathers was most conspicuous.

That these birds were preeminently insect- and fruit-eaters (the fruit of a large *Elatostemma* was a special delicacy to them) is indelibly written in the senior author's memory by a very sad experience. In a large bamboo enclosure covered also at the top, erected on a grass-plot behind his bungalow, he kept a hen and a cock which had been trapped by the natives and — unacquainted with the habits of *bankiva* — fed them with rice. On this diet they apparently thrive well, loosing nothing of their wildness and running very fast within the enclosure until the last day of their lives, death occuring, after a few weeks of captivity, at very nearly the same date. Imagine his horror, when, on picking up their bodies, he found them horribly emaciated, nothing but skin over bones, the poor things having been starved to death by his ignorance as to their diet. His only excuse is, that the grass in their enclosure had hidden the fact, that the rice given to them had not been eaten while their quick running and the good condition of their plumage seemed to point towards excellent health.

This involuntary experiment shows however plainly that the wild *bankiva* cannot subsist on a grain-diet unless gradually accustomed to it. Never did the senior author see any *bankiva* at any considerable distance from the forest and never in or near any of the neighbouring

villages, never also among his own chickens although these lived in the immediate proximity of the Cinchona plantation which was visited every evening by the wild cocks.

If any crossing with domestic poultry occurs in Java, it must occur at other places than this one and it certainly appears to be very much more frequent in British India than on Java, where the senior author never saw any but extremely wary wild birds, always keeping a safe distance between themselves and man.

In British India and Burma things seem to be different as BEEBE describes l.c.p. 175 a scene near the Chinese border where in the midst of forty great black pigs and a crowd of scratching hens, there appeared a wild red jungle fowl, paying court to one of the latter; and quietly making his way through the throng until a water-carrier appeared upon the scene. Then he crept off towards the jungle and ten minutes later BEEBE heard „his sharp, decisive double crow, so free of quâver or drawl, so like the wild call of his pheasant kindred: *cock-ka châr*! By carefully following, he could even observe him together with his mate.

„Just below the yellow-green foliage of a clump of bamboo was a wallow, partly filled with water, and at the edge of this, scratching daintily in the damp soil, was my junglefowl and his mate”.

The cock allowed no fall of leaf or twig to escape him, and it was interesting to watch how, every second or two, he systematically swept the sky and the woods all about. The hen, evidently relying on his alertness, devoted all her attention to feeding, and her chuckle of content as she drew forth a large, protesting worm was delightful to hear”.

When a squirrel rushed through the bamboos and loosened a bunch of large leaves which eddied downward, the jungle hen gave her loud, strident cackle *cut ! cut ! cut ! cut ! cut-dâ-cut* exactly as a domestic hen announces an egg. In this case it was a startled exclamation of suspicion, given rapidly and sharply.

As to their food, BEEBE states them to be graminivorous on the whole, but also fond of the larvae and eggs of white ants or termites, so that they will go to considerable trouble to scratch and peg away the hard earthen tunnels and mounds of these insects, to expose the nurseries with their abundant tenants.

As a sign of pure blood BEEBE considers, as many others, the low-hung tail. Of this he says:

„In gait and carriage there is much difference between individual Junglefowl, the same influence being at work here as in the case of the voice (to wit hybridity see l.c.p. 179). The birds which haunt the vicinity of villages have usually much more of what we are pleased to call a proud carriage than the real jungle individuals. The tail is held higher and the movements are slower and more dignified, as we interpret them. But once the real fowl of the deep jungle is seen it will not be forgotten.”

„I have seen many so-called Junglefowl in captivity and they satisfied all the requirements of the casual observer, who would remark that such splendid carriage was well worthy of the ancestor of our common fowls, and similar sentiments. But the pair of birds which arrived at the London Zoo in 1912 were almost the first real feral Junglefowl I have ever seen in captivity. Dignity was absent; the carriage was that of an untamable leopard; low-hungtail, slightly bent legs; heads low, always intent, listening, watching; almost never motionless, but winding in and out of the shrubbery, striving to put every leaf possible between themselves and the observer. To my mind, they fulfilled every ancestral requirement much more satisfactorily than the usual Junglefowl type. It would take more than one generation to tame them.”

It seems to me that there is much sentiment in this statement; certainly BEEBE is in contradiction with himself; on the same page he states, that coming suddenly in sight of several wild Jungle fowl, which after having sighted him „drew up to their full height and hurriedly enough, but *with raised tails* <sup>1)</sup> took to the jungle and on p. 188 we read:

„And here, I should notice that although, as has often been noticed, the wild cocks always droop their tails when running away or feeding, — in fact almost always whenever you see them — yet, I believe, from what I then and once subsequently saw, that, when challenging rivals, they probably always erect the tail, and I know (having twice so surprised them, before they saw me) that when paying their addresses to their mates they do the same during the preliminary struts round them.”

From these statements it seems to us that the hanging tail is preeminently a sign of fear and that the conclusion that *bankiva*'s kept in captivity raise their tail more generally than wild, frightened birds, is no reason to suspect their purity, but simply a sign of having gained con-

<sup>1)</sup> italics are ours.



fidence in man. In his supposition in favor of the purity of the London birds, that it would take more than one generation to tame them, BEEBE is in open contradiction with his statement on p. 190: „I repeat that it is most interesting that the chicks or even the adults of real feral Junglefowl, unlike the other closely related species of *Gallus*, are susceptible of what is *practically domestication in one generation* <sup>1)</sup>, unlike any other member of the pheasant family.

The nest of the junglefowl is on the ground (l. c. p. 189) usually well toward the centre or denser portion of the thicket, usually of bamboo. It is variable as to character; sometimes merely a hollow scratched out of the earth, without any lining; again the leaves which were already on the ground remain, and are matted down by the eggs and pressure of the bird's body. More rarely a considerable heap of grass and leaves is collected, forming a real nest, unlike the case of most of the pheasants. Another variation which has been described is where the bird, beside making a nesting hollow, also scrapes up the earth outside and around this nest, thus forming an appreciable rim, which protects the contents, keeping the lining firm and the eggs secure.

HUME speaks of finding a Junglefowl's nest almost every day during a month's shooting in May along the southern slopes of the Siwaliks, with the aid of dogs and man. Once six were found near the Bing-Ka-Khol within a radius of two hundred yards. The time of year of laying is different at different places, in the Northern sub-Himalaya, it extends from February, until the end of May. In Central Burma eggs have been taken from March to June; in the Malay Peninsula young birds have been recorded from February to late August (l. c. p. 186). The number of eggs is not very constant, but five to eight is the usual number. Eleven have been known to be deposited by a single hen at one laying, but the record of a nestful of fourteen probably represents the joint efforts of two birds. The shell is smooth and fine of texture, with considerable gloss. Near native villages the eggs partake of the character of those of domestic birds. Usually they are of a pale buff or yellowish café au lait color, sometimes paler, whiter, or again darker. In length they vary from 40 to 53 mm.; and in breadth from 32 to 39. The average Red Jungle fowl egg measures 46 by 53 mm.

It is a curious fact that BEEBE, who supposes all domestic fowl to have been descended from the Junglefowl by variation, ascribes the diver-

<sup>1)</sup> italics are ours.

sity actually observed among wild birds to crossing with domestic poultry! Of this he says l. c. p. 179:

„The crow of the Red Jungle fowl, like the details of plumage and colour of wattles, shows quite marked variation, which is rather individual than characteristic of the birds of any one district. This undoubtedly is due to the infusion of a domestic strain in many apparently purely feral birds.”

The only conspicuously deviating form mentioned by BEEBE is an entirely black female Junglefowl with a greenish metallic reflection from Negros, described by CLARK in Ibis 1900 p. 360, which apparently is a genuine melanotic wild Junglefowl.

It may seem to the reader that we give too much space to the description of the wild species of *Gallus*, this is however absolutely necessary, to allow him to judge of the nature of the birds used in our experiments, which will be described later on. Wild *bantiva*'s are mostly monogamous.

## 2. THE CEYLON JUNGLE FOWL (Plate I fig. 2)

In the case of *Gallus lafayetti* it suffices to give brief descriptions, as only skins of this species were obtained so that it does not enter in Mr. HOUWINK'S experiments. Synonym: *G. Stanleyi* Gray, the name given to the hen before it was known that she belonged to *G. lafayetti*.

BEEBE l. c. p. 213 gives the following brief description:

*Male*: Hackles of neck and mantle and all but the largest wing-coverts pale straw to deep golden yellow, with a black or chestnut central stripe; back and rump orange-red, with much of the visible portion glossy violet; secondaries purplish, and tail-coverts and tail greenishblue; greater coverts partly blue, partly chestnut; a violet patch on the lower neck; remainder of under parts bright orange red, with the chestnut stripe becoming dominant on the belly, and black on the lower belly and flanks; comb red, with a central yellow patch; face, throat and wattles red; iris yellow, legs and feet pink or yellow.

*Female*: Crown brown, nape rufous; mantle, back and wingcoverts brown or greyish, vermiculated with black, secondaries with irregular bars of black, buffy-white and chestnut; tail chestnut, mottled with black; upper breast mottled black and brown, with white shaft-stripes,

which become dominant on the lower breast, with black margins and cross-band; iris yellow; legs and feet brownish yellow.

The species is limited to Ceylon; the native name Wali-Kukalá, would suggest that the crow of the cock is similar to the one of our domestic cocks, which children imitate by *Kukuluku!* This however is not the case, the voice is very different, indicated commonly by *chuck!* *George-Joyce!*, but according to BEEBE this is only the case when softened and modified by distance, at close quarters it sounds more like *tsek*, —, —, *craw*, *croi!*, the dashes representing fifths equal in time to the duration of each of the three notes. It occurs as well on the coast of Ceylon, especially in the dry maritime districts as up to an elevation of 5000 feet. They are extremely adverse to flying, and invariably try to escape on foot. The tail is usually held quite low, except during challenge, courtship, and approach to battle, when it is raised as high as in any domestic cock. Termites take the first place in their diet, but they also eat wild seeds and grain and are especially fond of the berries of the *nilloos*, a species of *Strobilanthes*, to which they flock from far and near when in fruit; this fruiting causing a wide-spread migration. In some way these berries have a fattening and intoxicating influence so that the birds can then frequently be caught by hand. They sometimes feed among herds of domestic cattle, also occasionally with domestic fowl. Frequently their combs are covered by ticks, on one side of one comb BEEBE counted 263 of all sizes and ages.

They seem to lay eggs almost every month of the year; they are both monogamous and polygamous with no apparent preponderance one way or other, three hens to one cock being the greatest number observed. Nests are usually on the ground, but PARKER has recorded several nests in the tops of trees and in deserted squirrel nests. One was a well-built nest in a sapling, at thirty feet elevation, doubtless the deserted home of a hawk, appropriated by the jungle hen. How the young chicks reached the ground in safety is impossible to conceive, probably they broke their little necks.

The number of eggs varies from two to eight, four being the usual number. The eggs themselves vary greatly. They are smooth and glossy ovals, and may be either of a uniformly unspotted white, or buff, or rich café au lait color. Or these groundcolors may be present in eggs *uniformly spotted* <sup>1)</sup> with brownish red or burnt umber. Usually this marking

<sup>1)</sup> italics are ours.



is absent or very sparse at the small end, while the rest of the shell shows an even, minute speckling, or this reddish pigment may increase towards the obtuse end until it is all confluent at that point.

The eggs vary from 33 to 36 mm. in breadth, and from 45 to 48 mm. in length, averaging 35 by 47 mm.

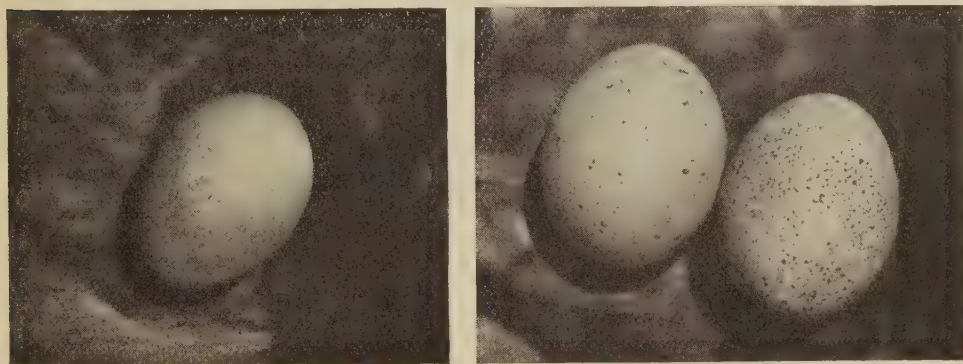


Fig. 1. Eggs of *Gallus lafayetti*.

The Ceylon Junglefowl seems to have entered quite deeply into the life of the Singhalese in past times, for it is found on graves, and old temple-lamps as decoration; they are up to the present time frequently trapped by the natives, but even in Ceylon they do not thrive well in captivity, and there are only a few instances of birds having been reared from the nest and kept for years in good health and feather. There is no record of *Gallus lafayetti* having bred in captivity in Ceylon but it has done so at least once in the London zoological Gardens in the year 1874. Of eleven individuals which have been confined in those Gardens one lived for three years, the average length of all being a year and a half. There is apparently much individual variation. PRICE observed a nearly white hen, some hens are very dark, often with black spots on tail and wings.

The Ceylon jungle fowl crosses but rarely spontaneously with domestic fowl, yet here and there hybrids resulting from such interbreeding are to be found in the native villages.

Experiments of crossing them purposely with domestic fowl are resumed by BEEBE thus:

1. The hybrids are not always sterile when bred inter se.
2. They are not sterile when bred back to the domestic parent (i. e. hybrid cock with domestic hen).

3. There is some indication that the hybrids may sometimes be fertile when mated back to the jungle parent (i. e. Junglecock and hybrid hen).

4. Jungle hens have never laid in captivity.

The number of experiments is so small, that the only possible conclusion is, that fertile hybrids can be obtained, but that this is far from easy, in one experiment only two chicks have been hatched from a hundred eggs laid in the course of a year, and these lived but twelve and eighteen days respectively. Our experiments with other crosses teach how much depends on the weather and on the care given to birds, in regard to their fertility, so that probably much better results can be obtained.

The literature of interest to our purpose is:

MITCHEL. Proc. Zool. Soc. London 1911, p. 522 (viability in captivity).

THOMAS. Spolia Zeylonica IV, 1907, p. 19 also in Rep. nat. Poultry Conf. Reading 1907 (hybridisation).

THOMAS, *ibid.* VII 1911, p. 159 (notes on captivity).

### 3. THE GREY JUNGLEFOWL

(Plate II fig. 3)

The Grey jungle fowl, *Gallus sonnerati* Temminck occurs in Western-Central and Southern India.

It is generally distributed in Southern India, it is not a lover of flat, open, cultivated tracks. Hence within the limits of Southern India there are large areas from which the bird is wholly absent. In jungle, or in hilly, broken country they are very widely distributed, with centres of abundance in the larger ranges, such as the Western Ghats, the Satpuras, the Nilgiris, Puhneys, Shervaroys and Anamalais.

They are very stationary birds, if met with in any particular spot they are certain, if not disturbed in the interim, to be found again in the same place, at about the same hour the next or any subsequent day. They range from sea-level upward to four and five thousand feet, have even been seen at 7000. They also move towards places of abundant fruit and leave them again after the fruiting is over, especially towards fruiting bamboos and the *Strobilanthes* already mentioned in connection with *Gallus lafayetti*, and may then be seen by hundreds. They are



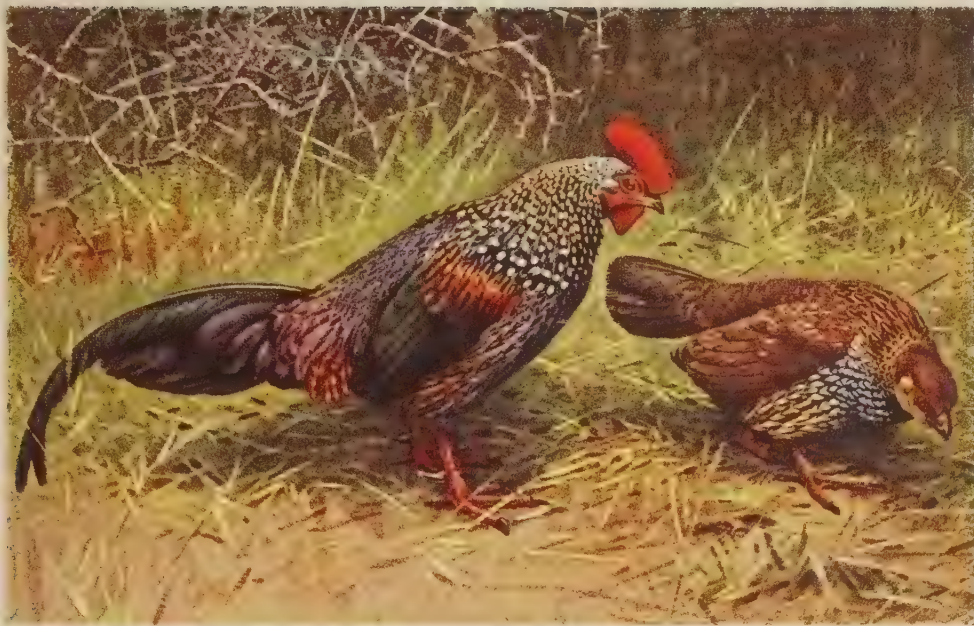


Fig. 3. *Gallus sonnerati* (after Beebe)

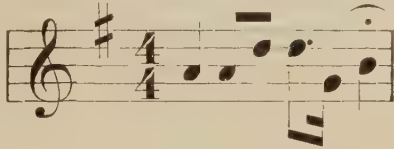


Fig. 4. *Gallus varius* (after Beebe)





habitually monogamous, cases of 2 and 3 hens to one cock however are known, mated pairs appear to remain together throughout the year. The crow is very characteristic and may be syllabled *Kuck-Kaya-Kya-Kuck* ending with a low, double syllable, like *Kyukun, kyukun*, according to DAVIDSON, and this, BEEBE says, is the best published transcription with which he is familiar. BEEBE himself indicates it thus:



but says that perhaps an octave higher would be nearer the pitch.

The alarm call consists of three short notes in a high key, like *tuck-tuck-tuck*, or *kuck-kuck-kuck*, the middle syllable, or rather word, for the notes are quite separate, emphasized and somewhat higher than the other two. When put up by an enemy they go off with a loud *kakakakakak!* with the a as in the word „that”. The tail is carried low, except when the bird is courting, or approaching a rival. The flight is rapid and strong. Their chief food is various seeds and grains, small fruits and berries, with occasionally leaves and flower petals, while insects of almost any order, but especially termites, are acceptable. Sometimes their crops will be crammed with nothing but grass seeds, or again millet from the fields of the natives, or after land has been burnt over, they enjoy the tender, juicy shoots of newly sprouted grass. Like *bankiva* and *lafayetti* they roost in trees or on bamboo. They are exceedingly wary and consequently hard to shoot. There are breeding records from October to July, even one record from South Travancore of a nest and eggs found on Aug. 20. The nest may be a natural depression in the ground, devoid of any lining whatever, but usually the parent scratches out a hollow, almost always close against the trunk of a tree or under the shelter of some bush, which is lined with dead leaves. Frequently also nests are placed on the top of dead, half decayed stumps, from two to four feet above the ground. The number of eggs in the nests seems to differ at different localities, in Kanara there are apparently never more than four in a nest, south of Mt. Abu six to seven seems to be the average number, while in the Nilgiris and Southward, 8 or 9 to 13 are recorded.

There is great variation in the colour and size of the eggs, and when the extremes are compared it would never be supposed that they were

laid by the same species of bird. At one extreme we have an egg of a long, oval, shape, with a pale creamy-white shell like that of a domestic hen; the other extreme shows a broad oval, of a deep rich buff or café au lait, and a coarse texture, deeply and densely pitted, like the shell of a pea-hen's egg. Every intermediate type is met with, some of which are everywhere thickly speckled with brownish red.

The eggs vary from 43 to 51 mm. in length, and 31 to 38 in breadth, averaging 47 by 34 mm. In the North two seems to be the usual number of young reared to maturity, while in the south families of 4 and six have been observed. About June or July the old cocks begin to moult their hackles, and, possibly, sometimes their longest tailfeathers, the former being replaced at once by a short temporary plumage. Later in the year these short eclipse feathers are replaced with the resplendent whitish or yellow, hackles, and by October the bird is in perfect feather and clears his throat for the first challenge.

Natives capture the Grey Junglefowl by pegging out decoy birds and by shooting or trapping. The hackles are valued by the makers of artificial flies for fishing and *great quantities are exported to Europe for that purpose*; in the Ghats their numbers have been greatly decimated by the natives, white sportsmen obey the law which prohibits Junglefowl shooting from April 1 to September 30.

The best time for shooting Grey Junglefowl is from November to the end of March, as during that time their plumage is in the most perfect condition. Indeed the birds are worth little else than the beauty of their feathers, for the flesh is very dry and hard, they never seem to become fat, not even when food is super-abundant on account of their weariness. DAVIDSON states that while one may get *bankiva*'s in standing crops and in many other similar situations without any ordinary precautions, the Grey Junglefowl never goes more than a few yards inside the fields, and if a stick cracks, or a sound is heard anywhere within 50 yards, he vanishes into the jungle.

*Sonnerati* therefore behaves in India as *bankiva* on the Malabar in Java.

The Grey Jungle fowl was first bred in Europe in 1862, when thirteen hybrids with *bankiva* were reared in the London Zoo. Since then it has been bred many times in various public and private aviaries, both pure and as crosses. Of twelve birds of which records were kept in the London Zoo, one notable individual lived twelve years and four



months, the average length of life of the others being two years and a half. The period of incubation lasts from 18 to 19 days. The only birds now living in Holland are, as far as we are aware, in the possession of Mr. F. E. BLAAUW in 's Graveland.

When the eggs of wild Jungle fowl are brought in and hatched under a domestic hen, the chicks remain contentedly with the mother until they are able to fly, when they roost at night by themselves in some bush or low tree. When a few months old they invariably retreat to the jungle, and do not return.

In Europe they become apparently quite tame, GHIGI writes in *Genetica* 1922, p. 367.

„Le *Gallus sonnerati* pur sang s'est démontré chez moi, (près Bologne en Italie), oiseau absolument sédentaire, avec tendance à faire des incursions dans les fermes voisines, et y féconder les poules ordinaires". The latter it evidently also does in its native country, as BEEBE l.c., p. 243 states:

„In the native villages of Kamara and elsewhere it is not a rare sight to see hybrids which possess more or less perfectly the bright sealing wax hackles of one parent, while they have inherited sufficient domestic instincts to induce them to remain with the other inmates of the compound."

During the eclipse moult there is no trace left of the waxy feathers on the neck, these being replaced with black feathers, the whole aspect of the bird is then changed; this special moult lasts only for three months after the breeding season, then the regular annual moult sets in, when these black temporary neck-feathers are shed with the entire body and wing plumage, and replaced with resplendent new feathers. The shedding of the long central tailfeathers is irregular.

BEEBE gives the following detailed description:

*Adult male.* The feathering of the head is confined to a narrow line of reddish, rather recurved feathers between the comb and the eye, and a small rounded tuft of silvery-white feathers covering the ear. The face, chin and throat appear naked, but are evenly but thinly covered with a scanty growth of filo-plumes, each a simple hair-like shaft, or tipped with several rudimentary barbs. Immediately back of the comb the feathers take on the character of the hackles as a whole. The smallest of these show a small spot flat and enamel-like, framed in black, with the base of the feather white. As we proceed backward over the neck, the

feathers gain in complexity. The longest hackles are well over 100 mm. in length, and strung along the centre of the vane they show as many as four distinct, specialized enamellike patches. This is in no sense an enlargement of the rachis or shaft, but a solidification or cornification of the vane as a whole. The barbs all run into this area, and distally emerge from it, unchanged as to their position in the vane as a whole. The sealing-wax simile is a perfect one. The terminal waxy spot becomes frayed and split, and when the wear and tear thus becomes apparent, it presents the appearance of the margin of a palm-frond.

The hackles have a wide, desintegrated fringe of grey, the remainder of the feather being dark brown or black. *The concealed spots are always pure white, but the terminal wax may either be white or tinged with pigment until it is of a deep yellow ochre* <sup>1)</sup>. The free unmodified part of the vane may be grey-fringed to the tip, or it, too, may be heavily stained with yellow. The extremes of these two colors are birds very unlike in appearance, but the variation is dependent neither on age nor locality. There is sometimes a hint of a proximal fifth area of specialisation and often this is so rudimentary that the modification has affected pigment only, the node being white but wholly normal in structure. The dark portions of most of the longer hackles are strongly glossed with violet and purple.

The hackles, besides extending backwards over the whole mantle-plumage, are continued around the sides of the bare neck until they almost meet in front on the lower neck.

On the lower hind neck the hackles give place abruptly to the normal plumage of the mantle. These and the majority of the body feathers and the lesser wing-coverts are dark-brown or black-dull in some individuals, in others glossed with purple — narrowly edged with grey, and with still narrower white shaft-stripes. There is sometimes considerable grey mottling in the dark area, regardless of age, but usually this is lost in the fully adult bird.

The purple gloss is accentuated on the rump feathers and in addition a series of the small, wax-like ornaments appears, and the visible fringe is deep orange-red. The shorter upper tail-coverts are bronze-purple, the longer ones purplish blue with a marginal band of greenish. The tail-feathers are black, glossed with bluish-green, on both webs in the central, on the outer web alone of the lateral rectrices. On

<sup>1)</sup> italics are ours.

the median wing coverts occurs another extremely specialized zone, if anything even more extreme than that of the hackles. The enamelled area is so extensive that in full-plumaged birds it forms a broad, solid zone across the wing. The proximal part is formed by feathers which have but the merest tip of waxy structure, while in the posterior part of this wing area the feathers are solidly cornified for some 30 mm. of their length, the entire distal part of the vane being thus affected, and the colour being a rich ochre. Where any part of the visible portion of the vane is free, it is orange-red. The great primary coverts are dull, dark-brown, while those protecting the secondaries are glossed with purple, with only a white shaft-mark to hint of the specialisation in the adjoining feathers. Flightfeathers brownish-black, the primaries faintly edged with pale grey, and the secondaries glossed with greenish. Underparts like the back, but with much more greyish-white on the fringes and shaft-stripes. Indeed, posteriorly, the black becomes restricted to two broad longitudinal bands. A patch of feathers on the sides of the belly and the flanks shows a tendency to form another zone of specialization, but here we find only an abundance of the orange-red pigment, with little or no cornification of the vane.

Comb, wattles and bare skin of head, chin and throat, red, very intense at the season of courtship, and often extending far down the neck under the clothing of the hackles. Upper mandible dark-brown or black, paler at the tip; lower mandible yellowish horn. Irides varying from clear red, through reddish-orange to yellow. When in *full colour the legs and feet are salmon red*<sup>1)</sup>, and the claws black. After death and *at other than the breeding season* a yellowish hue predominates.

Length 700—800 mm.; culmen from nostril 16; wing, 240; tail 380; tarsus 77; middle toe and claw 64. Spur long, slender distally and much curved, 30 mm. in length. Weight 1 lb 9 ozs to 2 lbs 9.5 onz. The most pronounced diversity is in the hackles, in which the terminal enamelled spot may be pure white or rich yellow ochre. Then, too, in cocks of equal age, the bodyplumage may sometimes lack the iridescent gloss, while the amount of white varies within wide limits. The absence of gloss and excess of white are also, however, marks of immaturity.

*Adult female.* Feathers on the head brown or dull orange, shading into rusty or rufous on the neck and mantle, and paling into buffy-white on the rear mantle. These feathers have all two broad, longitudinal li-

<sup>1)</sup> italics are ours.



nes of black extending down the vane. All the remaining upper plumage, together with the wingcoverts and visible portion of the secondaries, is a fine mottling or vermiculation of sandy or rufous brown and black, the back, the lesser and median coverts with a conspicuous, hair-like white shaft-streak. Primaries pale dull brown. Tail-feathers black, slightly glossed with greenish, the central pair with a marginal mottling of reddish-brown. The face is covered with a scanty growth of brown featherlets, the chin and throat with a somewhat denser plumage of white. The pattern of the ventral plumage is a central area of white and a wide black or dark-brown border. The white increases posteriorly, until on the mid-belly it obliterates the dark marginal color. There is considerable mottling however of the white area, in the form of two irregular longitudinal lines in the centre of the vane. The under tail-coverts are dark-brown, with a small, terminal, white shaft-spot.

The comb is very rudimentary, 3 or 4 mm. in height, slightly notched. The spurs are short, rounded nodules. Upper mandible dark horny-brown; lower yellowish white. Irides red to yellow; facial skin reddish, never as bright as in the cock. Legs and feet brownish-yellow, darker on the toes.

Length 380 mm.; culmen from nostril, 19; wing 200; tail 145; tarsus 63; middle toe and claw 50 mm. Weight 1 lb 9 ozs to 1 lb 12 ozs.

Litterature of importance for our purpose:

TEGETMEIER, *Field* XXVIII 1866 p. 191 (characters of hybrids).

SCLATER, *Proc. Zool. Soc. London*, 1869, p. 628 (breeding in London Zoo.).

SCHMIDT, *Proc. Zool. Soc. London*, 1880, p. 315 (viability in Frankfort Zoo.).

MITCHELL, *Proc. Zool. Soc. London*, 1911, p. 522 (viability in London Zoo.).

STUBBE and ROWE, *Zoologist* (4) XVI. 1913, p. 13 (prehistoric origin).

GHIGI, *Mem. R. Accad. Bologna* (7) III 1916 p. 1 (crossing with domestic fowl).

BLAAUW, *Avic. Mag. N. S.* VII, 1908 p. 37, (breeding in captivity).

## 4. THE JAVANESE JUNGLE FOWL

(Plate II fig. 4)

The Javanese Jungle Fowl inhabits the islands of Java, Madura, Kangean, Bali, Lombok, Flores and Alor. Ayam alas, Pittè wono, Baki koek in Javanese, from there the french name Coq ayamalas. Hybrids between *Gallus varius* and native poultry are known as Bekisar or Kakok. As the soundanese name BEEBE gives: ayam leuweung which means forest-fowl and Kasintoe, stating that the latter name is also applied to *Gallus bankiva*; personally one of us has never heard it applied to any than to this latter species. BEEBE also states that the Javanese indicate by the name Bekikko both *G. varius* and *G. bankiva*.

„*Gallus varius* is a bird of the drier coastal belt, extending inland along the lower valleys, and in some cases, ascending the mountains to a considerable height, but always in places where the configuration of the land results in a lessened degree of humidity. I have no reliable record of its occurrence over 2300 feet, and at this altitude it is very rare, and shifts downwards at the beginning of the rains. Besides this altitudinal, the species has a marked longitudinal distribution in Java. It is found in greatest abundance on the east and north-east coasts, becoming more rare as we approach the western end of the island, where in many places it is altogether absent. As one of many examples of the data on which I base this statement, I found that on most of the big estates in the Preanger the red jungle fowl is well known, while the Javan bird had never been seen or heard of.”

WALLACE The Malay Archipelago p. 83, obtained both *Gallus varius* and *Gallus bankiva* near Kampong Djapannan on the Ardjoeno. They prefer dreary, rocky limestone ridges with cactus-growth, where they are so common that at least 35 were met by BEEBE between three limestone ridges covering considerably less than a square mile. In daytime many of them would drift down into the cultivated valley lands to feed.

Their note of content was a slowly uttered drawn-out, *wāk, wāk, wāk, wāk* f. i. when lazily feeding or when stretched out on their side flicking the dust over and through their wings. When several captive cocks were placed in their respective baskets close to one another, they would talk for an hour at a time, the tone being a most irritating, rasping drawl which seemed never to cease, but as soon as one bird got

out of breath, it was instantly taken up by a second and so ad nauseam. The note of alarm was the syllable *chop! chop! chop!* or *op! op!* uttered many times, sharply and in quick succession. The hen has a somewhat different note. The call-note sounds like *chak, chak, chak*, the call of suspicion is a high, strident *ak-kak-kak-kak-kak* kept up at rapid a rate from ten seconds to half a minute. The crow of the cock is a crisp, virile *Chaw-aw-awk!*

When in an emotional state of suspicion the cocks held their head high, the position distending the brilliant throat wattle into a gorgeous sheet of color. The tail was, at the same time, lowered until the feathers fairly dragged on the ground. They are strong on the wing, although, like the other species of the genus, they will not use these organs unless forced to, but trust to their swiftness of foot.

The tail is usually carried low, in crowing it may be held fairly high or drooping, when approaching a rival or courting a hen, it is raised to the usual carriage in a domestic cock

Termites enter largely into the diet of *G varius*, but they also eat grains and berries and leaves among others of *Lantana mixta*, also the fruit of *Cactus*, both plants introduced into Java from America. Besides they eat almost every kind of insects, also small crabs, shrimps and mollusks. BEEBE saw them roosting on *Cacti* and bamboo. He also once saw them fly over the sea for some seventy-five yards to an isolated mangrove-island. In one case he found them roosting on a ledge in a cave, among scores of tiny bats hanging from the walls. Wild boars are said to do much damage in ferreting out the eggs and devouring them. The breeding season corresponds with some portion of the dry season, from June to November, more often in the first month or two of the East Monsoon. The method of courtship does not differ from that of *G. bankiva*, except that the head is brought more prominently into display; the cock seems to be aware of the beauty of its comb and wattle. BEEBE saw them only in pairs, other observers report that the species is sometimes polygamous, a cock having as many as four hens in a harem. The nest is usually a hollow in the ground hidden amongst dense vegetation of some kind, several however have been found in the shelter of a clump of epiphytic ferns growing at some height against the trunk of a tree and again, more than one has been found in the heart of a tree-fern top, surrounded by the curving fronds with a lining of the soft red down from the stalks of the leaves.



The number of eggs is unusually large for *Gallus*, six or twelve with the mode of average about 8. BEEBE knows of no greater number of young seen with their parents than 4, and several times he observed only two. Apparently monogamy is a more common habit than polygamy.

The eggs are very rare in collections, and the published descriptions and measurements show such discrepancy that it is probable that the eggs of *bankiva* or hybrids have sometimes been confused with those of *varius*. Four eggs, in BEEBE's collection, taken near Patjiran, are buffy-white with a faint tint of yellowish, of a rounded oval shape, the shell being glossy, with very inconspicuous punctures. They measure  $43 \times 34$ ;  $44 \times 34$ ;  $45 \times 35$ ; and  $46 \times 35$  mm., averaging  $44.5 \times 34.5$ .

There is no account of their breeding voluntarily with domestic fowl, but they are very frequently forced to do so, in order to obtain the highly priced hybrids or bekisars, which formerly were considered as a separate species and described as *Gallus aeneus*. Of the method employed VORDERMAN gives the following description in his „Bijdrage tot de kennis der vogels van de Kangean-archipel Natk. Tijdschr. Ned.-Indie LII p. 204. We translate from the Dutch:

Kangean is an island of the Kangean-Archipelago, a group of islands forming the remnants of the farthest South-East point of the former Malay-Asiatic continent. By submarine ledges these islands are united with one another and, via Raās and Sapoe di, with Madoura. Towards the East and South they are separated from the rest of the archipelago by a sea, which between Kangean and the small Sounda-islands reaches a depth from 300 to 700 fathoms, while the street of Makassar, separating them from Celebes, is, partly at least, not less deep. The islands of the Kangean-Archipelago consist, as do also the islands Raās, Sapoe di and Gili Eang, of the same hilly chalk-and sandstoneformation which is characteristic of Madoura; some of them however are coral-islands.

The chief island is Kangean, where *Gallus varius* is common and extensively used to obtain bekisars. Hardly any house is without a pair of *G. varius*, kept in cages under the overhanging part of the roof, the cock separated from the hen. The Kangean bird is brighter colored than the Javanese one and more easily tamed. In the garden of the bungalow of the „Controleur” at Kali Sangka, VORDERMAN saw the way in which hybrids are obtained. The cock and hen of *Gallus varius* are each kept in a bamboo cage of beehive shape the bottom of which can be re-

moved. Such a cage containing a *varius*-cock was, after removal of the bottom, put upon the ground near a domestic hen. The latter's legs were fastened and folded forwards under its body, the animal being fixed firmly to the soil by means of two iron pins crossed over its shoulders. In this position the tail was elevated and the cloaca exposed. In order to induce the *varius*-cock to copulate, he is previously excited by moving a *varius*-hen, held at the legs, in front of his cage. The cock is now seen to become excited and, at the proper moment, the cage is lifted a little and the *varius*-hen pushed inside. Immediately the cock flies upon the hen, fixing himself by means of his bill to her head, but at this very moment the cage containing him is put over the pinned-down domestic hen, and the *varius*-hen forcibly removed; the now fully excited *varius*-cock covers the domestic hen without further ado.

To prevent subsequent fertilisation of the domestic hen, to which liberty is now given, by domestic cocks, a large piece of the skin of the fruit of the laboe is tied, by means of strings, around the tail of the rooster, thus covering the cloaca. This protective piece is called „ampok”.

The color of the hybrids — of which the cocks only are valuable, both on account of their beauty and their loud voice — depends of course on the genetic constitution of the domestic hen used, the white ones being the most highly prized.

About 50 bekissars are, according to BEEBE, exported every month from Kangean, where they cost, according to VORDERMAN f2.50 à f5.—, while fine specimens cost as high as f 20.— on Java; but BEEBE mentions f 600 as the price paid by a native chief for two birds jet-black as to plumage, comb, face, wattles, legs, feet and even iris, with very strong voices. The hybrids soon become tame, and are allowed to run freely about among the domestic poultry. The most striking character is the metallic gloss of the upper plumage, fringed with golden yellow. Even in the pure white birds the iridescent fringe persists, and is wonderfully beautiful in the sunlight. As to any relation between *Gallus varius* and the origin of our domestic poultry BEEBE says: „No one, I think, has seriously considered the Javan bird as sharing in the direct ancestry of our breeds of fowl”. Since then, however GHIGI, *Genetica* IV, p. 369, has done so; after calling attention to the fertile character of *varius-bankiva* crosses, he continues:

„Il s'agit maintenant de rechercher quels caractères dans les races domestiques, puissent être dus au *Gallus varius*. Je ne crois pas que

l'on doit à l'hérédité de cette espèce tous les types de crête qui s'éloignent de la forme ordinaire en peigne, propre du *G. bankiva*, *sonnerati* et *lafayetti*. D'abord la race de Sumatra, pourrait être le produit d'une ségrégation exercée sur le recroisement des poules domestiques indiennes avec *Gallus temminckii*: sa crête est basse, sans dent ni lobes, les barbillons sont rudimentaires, la peau de la gorge, rouge, forme un petit pli médian. La crête des Combattants indiens peut aussi se considérer comme intermédiaire par la forme, entre celle du *bankiva* et celle du *varius*. Mais il y a une autre observation, qui confirme mon opinion là dessus.

En 1920, j'ai trouvé dans une ferme près de Castel S. Pietro Emilia, un jeune coq ordinaire, qui avait le bord de la crête entier comme chez le *G. varius*. Je l'achetai, et le fis reproduire avec des poules normales: tous les produits de F<sup>1</sup> furent normaux, mais chez F<sup>2</sup> il parut plusieurs coqs avec la crête non dentelée ou peu dentelée, et il y en eut un qui avait la crête bourgeonnée comme celle des Nègres à soie et des Combattants indiens".

*Gallus varius* is not common in zoological gardens. Of eleven Javan jungle fowl which have been kept in the London Zoo, one lived for five years and two months, while the average length of life was about two years.

The difficulty with which hybrids are produced in Java diminishes under other conditions. In the New York Zoological Park adult Javan *varius* cockshave mated readily with bantam hens, and as many as five out of a clutch of six eggs have proved fertile and the chicks raised to maturity. The only account of the act of pairing which is known to us was furnished by Mr. HOUWINK; it is, as will be seen, a very curious one:

„In the spring of 1915, the *varius*-cock received from Mr. DE BAS — a fancier at the Hague — was put with 3 *bankiva*-hens in an aviary, where the animals could stay, during the night, in a coop, heated by gas. During the day the cock walked about with the hens, each of which had a separate laying-place as *bankiva*'s never deposit their eggs in one another's nests. These hens made many avances, but the cock refused to pair. Gradually he struck up a friendship with one of the hens, while he picked at the other ones (indication of monogamy!), but no pairing took place. The two rejected hens were now removed and the friendship with the other one increased daily. While previously the three *bankiva* hens roosted together, the remaining one now joined the cock on



the branch of the tree on which he used to pass the night and very soon both were inseparable, but no copulation occurred. All eggs laid by the *bankiva* were sterile, so that there was reason to believe that no copulation had passed unnoticed either. To promote intercourse all small birds, up till now present in the aviary, were removed, different plants and shrubs were planted, a fountain erected, and a grassplot made. The cock, after this renovation, became much more lively; the pair evidently looked for a nestingplace, the cock executed — like a pheasant — all kinds of gracefull movements, quite different from the courting of ordinary cocks, but still no pairing took place.

Rather late in the summer, towards August, cock and hen became more intimate. Mr. HOUWINK from then on, watched the animals, every night after the evening-feeding, taking care not to be seen himself in the hope of observing the act of copulation. Finally he was successful, although his first thought was, that the cock intended to kill the hen. After a number of courtshipmotions, during which the tail was dragged over the ground, the cock attacked the hen, drags her by the comb over the ground, picks and hits around him with the spurs, until the comb bled. Mr. H. was fully convinced that he would kill the hen. She resisted furiously, fought the cock, but finally tumbled down, panting, more dead then alive. The cock now seized her at the head and flew with her on the branch on which they used to roost. The hen offered no longer any resistance grasped the branch firmly and the copulation took place.

This was repeated nightly during a week. The hen, a few days later, began to make a nest on the ground in which she deposited 10 eggs, from which 3 chicks were hatched."

Of *Gallus varius* BEEBE gives the following detailed description.

*Adult Male*: Comb, face, wattle and fore-neck bare of feathers. Ear-coverts dull brown; top of head, back and sides of neck and upper part of the mantle, corresponding to the elongated hackles of our jungle-fowl, composed of short and square tipped feathers, with the visible portion raised into a convex transverse band, the vane itself being thus moulded into a rounded terminal ridge. This is exactly similar to the corresponding structure in the feathers of the pheasant-genera *Lophura* and *Lobiophasis*. The base of the feathers is a dull brownish black, part of this zone showing when the feathers lie naturally. Just before the distal curved section, the black shows a very faint violet gloss, then sud-

denly becomes a brilliant purplish-blue. The convex band itself is a rich, glowing, greenish bronze, the feather terminating in a very narrow fringe of black. These colours are wholly absent from the undersurface, and, of course, from their character, disappear when viewed by transmitted light.

On the mid-mantle the purplish-blue becomes so extreme that it replaces the proximal black in the visible portion of the feathers. The lower mantle changes rather abruptly, the feathers losing their truncate character and becoming rather obtusely pointed. Simultaneously the curved ridge becomes obsolete and the black fringe increases. The purplish blue disappears and the whole of the visible feather is uniformly golden green. Just basal to the black fringe the vane is sometimes tinged with bronze. The lower back and rump form another abrupt colour area, with almost no transition pterylum. The feathers are narrow and greatly elongated, finger-like, with rounded ends, and in colour dead black, with a conspicuous fringe all around of golden yellow. The shorter upper tail-coverts are similar, but with a large central area of bluish green. In the longer feathers of this series the fringe becomes obsolete and the green gloss dominates the whole feather. The lesser and median wing-coverts are much like the back feathers in shape, hackle-like, but the disintegrated fringe is longer and of a rich, deep, reddish orange. On the inner greater coverts this pales to the golden yellow of the back hackles. Greater coverts and secondaries black, more or less glossed with bluish green. Primaries dull blackish brown. Tail-feathers black, glossed with greenish-blue, especially on the outer webs.

This Junglefowl has the long, curved, central-tail-feathers but lacks the elongated flowing neck feathers of the other species. Its most striking secondary sexual character is the pigmentation of the comb and wattle. The former is very large, with the upper margin entire, and no traces of the deep notches of the other species. That is, the usual comb is thus entire, *but perhaps 10 % of the cocks show very faint serrations on the posterior half*. In one wild shot bird, for instance, I found, on close examination, *five well-marked teeth, one of which was double-notched, all near the posterior upper angle. In three females I have observed minute serrations along the summit of the rudimentary comb* <sup>1)</sup>. The size of the comb often results in its leaning far over to one side, especially at other than the breeding season. The central basal part is greenish or

<sup>1)</sup> italics are ours.

greenish blue, this colour changing abruptly into a violet red, which extends over the whole remaining four-fifths of the comb. In some individuals this is almost clear deep red, again the violet, peach-bloom sheen may cover almost all of it. The rim is usually pure blood red. The lower eyelid is dull violet in the centre, changing into pale yellow around the edge. When the eye is open this colouring is invisible, but when drawn up over the eye, the lid stands out clearly against the facial red. The whole unfeathered part of the crown, lores, the face to the edge of the feathering all around, including the small, sub-auricular wattles, chin throat and anterior two-thirds of the median throat wattle, are deep blood red. The wattle begins well up between the lower mandibular rami and extends far down on the neck, hanging downward as a large median fold of skin. In fully adult birds at the breeding season this may be two and a half inches in length. The free ends of the feathers of the neck, truncated though they are, reach cape-like over the bare throat, and when the head of the bird is drawn down, the wattle is almost completely hidden except for a portion of the anterior red. When courting or preparing to fight, or when the head is stretched out for any reason, the full glory of pigmentation of the wattle excels even that of the comb. Beginning at the lowest fold of the small facial, sub-auricular wattles, a band of intensely brilliant chrome yellow extends downwards, gradually widening, to beyond the attached end of the wattle and almost to the posterior free end. The remainder of this organ, the lower outer portion, is a rich azure blue, sometimes with a hint of greenish. The relation of the three colors to one another is interesting, and also the character of the skin itself in the respective zones of pigmentation. The yellow is abruptly marked off from the other two colours, while the red and the blue show a considerable area of gradual transition, a violet which appears darker than either colour. The yellow area is the most folded and creased, the lines being transverse, longitudinal and diagonal, forming a complex network. The red hardly shows its rather longitudinal wrinkling, while the blue is conspicuously marked with dark wrinkles running at right angles to the edge of the wattle. In fully adult birds, the face and entire wattle, are free of feathering, the last traces being a small patch of black featherlets on the throat and wattle in the red area close to the yellow.

Iris lemon, orange or pale straw color. Mandibles usually pale horn color. The base of the upper mandible may be black or dark reddish



and the whole lower mandible yellowish or ivory horn. Legs and feet varying from fleshy pink in the breeding season to quite pale whitish, or the posterior half of the tarsus, the bows and the spurs may be dark brown.

Length 700 mm.; bill from nostril 16; wing 225; tail 325; tarsus, 73; middle toe and claw 60; spurs slender and curved about 25 mm. in length. Weight 1 lb 12 ozs.

VORDERMAN gives in his *Java-vogels* II Nat. T. Ned. Indië LIX, p. 225, the following measures of a cock shot at Mankoop in the „Afdeeling” Lamongan of the „Residentie” Soerabaya. <sup>1)</sup>

Length **525** mm., central tailfeathers **210** mm., distance between tips of fold wings and end of tail 170 mm., flight 655 mm.; wing **218**, width of mouth 19; length of mouth 25, height of mouth 9, culmen rostri **11**, tarsus **79**, middle toe and claw **55**, hindtoe and claw 22; spurs **23** mm. in length.

*Adult female*: Top of the head, neck and upper mantle sandy brown, the latter feathers with a wide, black, sub-marginal, concentric band, enclosing an area of rather rufous tone. The remaining upper plumage and the smaller coverts are black with buff edges and an irregular transverse band of rufous buff, many of the feathers with a hair-like, white shaft-streak. Much of the black, especially on the scapulars and wing-coverts is glossed with iridescent green. Secondaries brownish black, barred on the outer webs with buffy white. Primaries and alula plain dull brown. Tail-feathers brownish black, with a few irregular marginal spots of buff, separated with dark areas indistinctly glossed with greenish.

Lores, broad superciliary stripes and the rather scanty feathering on the sides of the face pale buff; chin and throat white. Ventral plumage brownish buff, the breast feathers margined with dark brown, and the feathers in general sparsely and irregularly mottled with the same colour, especially on the sides and flanks, where the dark color *forms irregular bars*. <sup>2)</sup>

Iris pale straw yellow. Skin of face as showing through the sparse feathering, and the small comb reddish pink. Throat fully feathered,

<sup>1)</sup> the measures corresponding to those of BEEBE are printed fat.

<sup>2)</sup> italics are ours.

but a low, permanent fold of skin represents the wattle of the adult cock. Legs pale flesh color.

Length 400 mm.; bill from nostril 15; wing 195; tail 115; tarsus 58; middle toe and claw 48; spurs rudimentary. Weight 1 lb to 1 lb 4 ozs.

VORDERMAN gives the following measures for a specimen trapped near Batavia:

Length 430 mm., culmen rostri until end of rudimentary comb 32; wing 180, tail 133, tarsus 64, middletoe and claw 50, spurs rudimentary.

This specimen trapped near Soenthar, where *Gallus varius* is still common, as also in the woods near Papangan and Kapok is described by VORDERMAN in Batavia Vogels II. Nat. Tijdschr. Ned. Ind. XLIV, p. 231. As it is a specimen from West-Java, while those described by BEEBE come from East Java, VORDERMAN's description is here translated.

„All feathers of the back of the rump black with rufous hairy borders and one or more rufous transverse bandelettes pointed medianly and posteriorly. The shaft is near these pale, while the black which dominates on the rump has a greenish metallic gloss. On the head and the neck the black color gradually disappears and is replaced by a sepia-brown, while the black on the sides of the neck is limited to some diffuse dark transverse bands. Around the eye and on the anterior part of the cheek pale rufous. Throat white. Feathers of throat and breast pale brown with clear shafts and blackish borders. Feathers of the belly and the front face of the shins rufous, back part of the flanks and lower tail-coverts rufous black with pale rufous transverse bars.

Tail carried folded; a transverse section would have the shape of an  $\Delta$ . Tailfeathers black with green metallic gloss and pale rufous transverse bars or transverse spots on the outer parts of the vane, while they end in rufous seams.

The highly developed alula, the primaries and their large coverts alone are of a dark bistra color. The others are black with clear rufous, sometimes S like curved transverse bars. This applies exclusively to those parts of the feathers which are visible when the wing is folded e. g. in the case of the secondaries limited to the outer parts of the vane. The other external wingcoverts agree in color and design with the upper rumpfeathers. Upper mandible dark horn color, lower mandible paler with a yellowish tint at the base. Iris grey-yellow.

Tarsi bluish white, a color gradually passing into the horn-color of the toes.

### Hybrids

BEEBE says that there are, in coloration, two general types of bekisars (hybrids of *varius* and domestic hen) derived through the mother from the red and the cream colored Malay game. These two colours are always most apparent and the last to disappear on the wing coverts. The extreme of the red type is where the violet and green iridescence have spread over the body until they almost or quite obliterate all other pigments. BEEBE secured a young cock in which the red is reduced to narrow fringes on the coverts and rump. The bill face, feet and legs, and most of the comb and wattle are jet black.

The extreme of the cream type is pure white throughout. BEEBE got a poor specimen, which is whitish in general, with golden-yellow fringe on the hackles, but dirty cream on the coverts and back, with the wings and tail, part white, part metallic green.

The neck hackles of the first generation hybrids are much like those of *varius*, but with narrow margins of buff or red. The sub-auricular laps or wattles are often of large size. The green area on the comb is usually replaced with the red, and the yellow on the wattle with bluish white. In pure white birds this area may be sulfur-yellow. The irides of all are pale, but orange instead of yellow. The shape and color of the comb are like those of the domestic cock, while the median wattle is as in *varius*. After death however the basal part of the comb, which is greenish in *varius*, at once turns fleshy white, while the remainder holds its deep red hue for many days before slightly fading. Occasionally a bird will be found with both comb and wattle as in *varius*, and exaggerated both in size and color. The rarity of such types of birds is attested by the high price at which they are held.

The general character of the crow and the power of flight are both like those in the wild fowl. **In general size the hybrids excel both parents.**

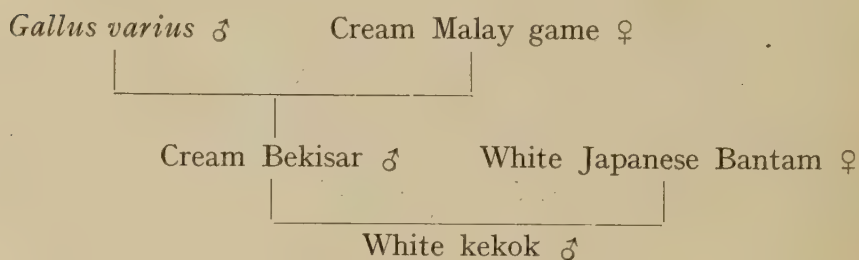
The second generation is known in many places as kekoks. This is probably a contraction of bekikko a name which in Western Java is given to the wild red junglefowl <sup>1)</sup>. The aptness is apparent when we

<sup>1)</sup> This the senior author always heard referred to as Kasintoe.



see that in the majority of these kekos the plumage reverts to the *gallus* type. The hackles become long and loose much or all of the violet. While the median wattle may be well developed in life, its two dermal walls are attached so loosely that after death it splits, and the throat shows merely a wrinkled skin, with no hint of the wattle, owing to the non-adhesion of the two walls.

The crow in this generation usually returns to the three-or four-syllabled call of the domestic rooster. To BEEBE was given a small, white kekok whose pedigree was.



This bird was especially interesting as regards its wattles and its crow. Across the front of its chin and neck was a flap of skin on which were strung five structures, the median wattle, outside of which were two large gular wattles, while near the outer ends of the flap were the well-developed sub-auricular wattles. The crow was quite like the challenge of the wild Javan bird — an abrupt three-syllabled call — but at the end the beak of the bird remained open, and it strained ludicrously forward in a final silent exhalation, as if giving a long drawn-out finale to the last syllable. Its audible crow was that of *varius*; the duration of posture and effort was clearly that of *gallus*! The kekoks says BEEBE cannot be classified, and some individuals which I have seen vary even assymmetrically, having partly colored adventitious feathers cropping out here and there.

(To be continued)

## 1. THE ORIGIN OF THE SEED-PLANTS <sup>1)</sup> (SPERMOPHYTA)

by D. H. SCOTT. F. R. S.

The name Seed-plants or *Spermophyta* is used to cover the *Phanerogams* in the widest sense, including Gymnosperms (*e.g.* Conifers and Cycads) as well as the true Flowering Plants or Angiosperms. Not all Phanerogams bear flowers, but all produce seeds.

In contradistinction to the Seed-plants we have the Spore-plants or Cryptogams (*e.g.* Ferns, Mosses, Seaweeds and Fungi). In all these groups the reproductive bodies are minute and simple, usually consisting of a single cell, while the Spermophyta are reproduced (apart from vegetative propagation) by complex bodies, often of considerable size, composed of various tissues, and usually containing an embryo. That there is a certain relation between these two great divisions of the vegetable kingdom has been recognised since the time of Hofmeister (the middle of the nineteenth century).

Taking one of the simpler representatives of the higher Spore-plants, such as a Fern, we find that all the spores are of one kind; on germination each spore gives rise to an independent plantlet, the prothallus, on which the sexual organs are borne. Fertilisation is effected by the active male cells or spermatozoids, swimming in water, and the egg at once develops into an embryo and forms a new Fern.

In the more advanced Vascular Spore-plants, such as the Water-ferns or *Selaginella*, the sexual differentiation begins earlier, and the spores are of two kinds, microspores and megaspores. The former have little more to do than to produce the spermatozoids; the large spores, on the other hand, give rise to a fairly massive prothallus, bearing the female organs, and serving as a store-house of food for the developing embryo. This is to some extent an approach to the conditions in the

---

<sup>1)</sup> Reprinted, with the consent of the author and of the authorities of the University College of Wales, from the Aberystwyth Studies. Vol IV. p. 219—228.

Seed-plants, and especially in the Gymnosperms. There the great distinction is that, while the prothallus is comparable to that of a heterosporous Cryptogam, the megaspore (embryo-sac) remains permanently enclosed in the sporangium, which is itself enveloped in a highly organised integument, becoming the seed-coat or testa. Pollination and (in most cases) fertilisation take place on the parent plant, and the seed (testa, sporangium and prothallus) is, as a rule, only shed when the embryo has attained a certain development. It is unnecessary here to refer to the seed characters of the Angiosperms, which are altogether more advanced and more remote from the Cryptogamic phase.

It has been generally assumed, since Hofmeister's discoveries, that the Seed-plants were derived from heterosporous Vascular Cryptogams, though the particular group to which they traced their origin has been a subject of controversy. Although the homologies of the reproductive organs in Seed-plants and the higher Spore-plants can, to a considerable extent, be traced, there is nowhere any indication of a transition from one to the other, beyond the fact that in the Cycads and the Maidenhair tree, fertilisation is still effected by motile spermatozooids, as in the Cryptogams. Yet they produce very highly developed seeds.

It thus came to be one of the chief problems of Palæobotany to seek, among the plants of past ages, some trace of a connection between the Spore-plants and the Seed-plants, so widely separated in the living Flora. Of late years the tendency has been to find such a connection between a certain group of Palæozoic Seed-plants and the Ferns. We will shortly explain how the present position was reached.

Up to the year 1903 the current enumerations of Carboniferous land-plants showed that almost exactly half of the known species of that age were referred to the Ferns. The estimate was based almost wholly on the evidence of the fronds, which were so entirely fern-like that Sir JOSEPH HOOKER, in 1848, spoke of *Pecopteris* as „the Fossil representative, if not congener, of the modern *Pteris*.” and added, „It is not improbable that there are other genera of living ferns fossilised in the shales of the coal formation.”<sup>1)</sup>

It is true that as early as 1883, the Austrian palæobotanist Stur sta-

<sup>1)</sup> J. D. HOOKER, „On the Vegetation of the Carboniferous Period as compared with that of the present day,’ *Memoirs of the Geological Survey of Great Britain*, Vol. II, Part. II, p. 401, 1848.



ted his conviction that a large number of such fronds, including *Neuropteris*, *Alethopteris* and other important genera, having never been found with Fern-fructifications, could not have been Ferns <sup>1)</sup>. This negative evidence, however, carried little weight with palæobotanists generally.

From another side, however, proof was soon forthcoming that some of the apparent Ferns of the Carboniferous were very different from any known plants of that affinity. Anatomical investigation, in which Williamson took the lead, showed that in his *Lyginodendron* (now *Lyginopteris*) and *Heterangium*, genera with the foliage of *Sphenopteris*, the structure was in certain respects like that of a Cycad rather than a Fern, though points of analogy with the latter group were also observed. Williamson, in 1887, speaking of these plants, suggested that „Possibly they are the generalised ancestors of both Ferns and Cycads.”

Similar combinations of characters were found in other groups; thus *Medullosa*, originally described as an extinct genus of Cycads, was shown by the independent investigations of WEBER and RENAULT to have borne the Fern-like fronds of *Neuropteris* and *Alethopteris*. The anatomy of *Medullosa* presents, in fact, an apparent union of Cycadean and Filicinean features, though on quite distinct lines from those of *Lyginopteris* or *Heterangium*. Another totally different genus, *Protopitys*, was placed by Solms-Laubach in 1893 among plants which are intermediate in their characters between Filicineæ and Gymnosperms.

Potonié in 1897 established the group Cycadofilices to include such intermediate or indeterminate forms, and his proposal was widely adopted. So far, however, there was no satisfactory evidence as to the reproductive organs of any of the Cycadofilices, and it remained therefore doubtful whether they really represented a distinct class, or only a peculiar race of Ferns.

Then, in 1903, came the discovery of the seed of *Lyginopteris oldhamia*, identified by F. W. OLIVER by means of the glands on the cupule of the seed *Lagenostoma Lomaxi*, agreeing exactly in structure with those long known on the vegetative parts of the *Lyginopteris*. The identification was confirmed by other points of agreement, and by analogous cases observed in other forms. Thus the fact was established that

<sup>1)</sup> D. STUR, „Zur Morphologie und Systematik der Culm und Carbonfarne,” *Sitzungsberichte Akad. Wiss. Wien*. Bd. LXXXVIII, p. 638, 1883.

one member, at least, of the Cycadofilices was a seed-bearing plant. The seed itself proved to be of a complex structure, most nearly comparable to the seeds of the Cycadaceæ. The name Pteridosperms was then proposed for those Cycadofilices in which there was evidence of the seed-habit.

Further examples of „Seed-Ferns” were soon brought to light. In 1904 Dr. KIDSTON discovered large seeds, of the size of a Hazel-nut, borne on the fronds of *Neuropteris heterophylla*; here the evidence was direct, though the structure was not preserved. In the same year Dr. DAVID WHITE showed that his *Aneimites (Adiantites) fertilis*, from the Lower Pottsville beds of West Virginia (correlated with our Millstone Grit), was a seedbearing plant. The small flattened seeds are borne directly on the Maidenhair-like fronds. Then, a year later, Grand, Eury discovered the fronds of *Pecopteris Pluckenetii*, previously an unquestioned Fern, covered with hundreds of winged seeds, resembling those of the Gymnospermous trees known as Cordaiteæ.

Other discoveries followed, and in numerous cases, besides those clearly demonstrated, there was reason to suspect that so-called Palæozoic Ferns were in reality members of the Spermatophyta. In fact the conclusion was soon reached that an actual majority of the „Carboniferous Ferns” were not Ferns, but Pteridosperms <sup>1)</sup>.

So far there is nothing to criticise. For a time there may have been a tendency to make too little of the true Ferns of the Carboniferous period, but this was only a temporary aberration, and the general result as to the importance of the „Seed-Ferns” remains unshaken.

A further conclusion, however, was drawn by some of those who were interested in these discoveries. The idea got abroad that the Pteridosperms were „Ferns which had become Spermatophytes,” the popular name „Seed-Ferns” thus being taken in a literal sense. The present writer is one of those responsible for this interpretation of the facts. The Fern phylum was said to have been the source from which the great majority, if not the whole of the Seed-plants were derived <sup>2)</sup>. This generalisation was of course dependent on the assumption that the Pte-

---

<sup>1)</sup> The evidence is brought together in Seward's *Fossil Plants*, Vol. III, 1917, chaps. xxix-xxx, and in the present writers' *Studies in Fossil Botany*, Vol. II, 2nd edition, 1909, chaps. x. and xi. The latter account will shortly be brought up to date in a third edition.

<sup>2)</sup> *Studies in Fossil Botany*, Vol. II, 2nd edition, p. 638.

ridosperms themselves, the most primitive known Seed-plants, were descended from the Ferns.

Although it was pointed out that the stock from which the „Seed-Ferns” were derived was still unknown, and might well have differed widely from any group of Ferns with which we were familiar <sup>1)</sup>, yet the general idea of a Fern-ancestry was favoured.

Zeiller, with excellent judgment, stated the position more cautiously. After pointing out how tempting is the idea of deriving the Cycads, through the Pteridosperms, from the Ferns, he showed that we could not regard such a filiation as established, firstly because the necessary link of heterosporous Ferns was missing, and secondly because in the Lower Carboniferous and Devonian the Pteridosperms were, as he thought, largely preponderant over the Ferns. He added that we could only infer a probable community of origin <sup>2)</sup>

Subsequently Zeiller seems to have been more impressed by the Fern-affinities of the early Seed-plants, for he said, in 1907, that „it is impossible not to be struck by the close relations (liens) which exist between these „Seed-Ferns” and the true cryptogamic Ferns, not only from the point of view of their external appearance, but from the point of view of their anatomical structure and even of the constitution of their organs of fructification.” <sup>3)</sup> At that time he even suggested that „heterosporous Ferns might have existed at a remote epoch and have given rise, by way of inverse modifications, on the one hand to Pteridosperms, on the other to isosporous Ferns.” <sup>4)</sup>

Whatever we may think of this suggestion, it shows that Zeiller was at that time prepared to derive the „Seed-Ferns” from an ancestry actually superior to the typical Cryptogamic Ferns.

Dr. KIDSTON, in 1906, stated the position in words which appear perfectly just, and anticipate the conclusion at which the present writer has arrived. He said <sup>5)</sup>: „The Cycadofilices [Pteridosperms] are un-

<sup>1)</sup> *Studies in Fossil Botany*, Vol. II, 2nd edition, p. 645.

<sup>2)</sup> ZEILLER, „Une nouvelle Classe de Gymnospermes; Les Ptéridospermes, *Revue Générale des Sciences*, Aug. 30, 1905, p. 726.

<sup>3)</sup> ZEILLER, „Les Végétaux Fossiles et leurs Enchaînements,” *Revue du Mois*, Feb. 10, 1907, p. 18.

<sup>4)</sup> ZEILLER, *l.c.*, p. 20.

<sup>5)</sup> R. KIDSTON, „On the Microsporangia of the Pteridospermeæ, with remarks on their relationship to existing groups,” *Phil. Trans. Royal Society*, B. Vol. CXCVIII, 1906, p. 441.



doubtedly the oldest group of „Fern-like” plants of which we have fossil evidence. . . . It seems therefore to be highly improbable that the Cycadofilices could have descended from plants to which the name of „Fern”, as understood in recent botany, can be applied. What the progenitors of the Cycadofilices were for the present remains unknown.”

In spite of this judicious warning, the belief that Pteridosperms were descended from Ferns has undoubtedly been prevalent since their discovery. On a review of the evidence it appears that this view is unjustified. The question is of fundamental importance, for the „Seed-Ferns,” though very far from being really „primitive,” are yet the *most* primitive of the known Spermatophyta, as shown especially by their reproductive organs being borne on fronds, little if at all altered from the vegetative foliage. Thus the question of their origin may involve that of the origin of the Seed-plants generally.

It is easy to see how the current idea arose. We used to believe that half the Carboniferous plants were Ferns. Then it turned out that many or most of these „Ferns” bore seeds. Yet we could not get it out of our heads that they were Ferns after all — they were so like them. We should have remembered „That every like is not the same!”

The fact is, paradoxical as it may sound, that the Pteridosperms are too much like Ferns to be related to them! A resemblance so close as to have deceived a great botanist like Sir Joseph Hooker, if it indicated relationship at all, must surely have implied a *near* relationship. Yet a near relationship is out of the question, for the Pteridosperms bore highly organised seeds, on a level with those of living Cycads, while the Ferns are ordinary Cryptogams, which only attain even to heterospory in a couple of specialised recent families, which certainly have no thing to do with Seed-plants.

There is not the most distant likeness between the seed of any known Pteridosperm, and the sporangium of a Fern. When we fancied that the two groups were related, we were bound to derive the one organ from the other, and the puzzle was attacked with much ingenuity. But all the attempts made to prove that the seed was once a Fern-sporangium depended on purely gratuitous hypotheses, involving assumed intermediate stages which may never have had any existence except in the imagination of the speculators. We know no more of the ori-

gin of the seed than what recent plants (such as Cycads) might already have told us.

It is very different where we really have evidence that a sort of seed was developed in an otherwise Crýptogamic phylum. Among the Carboniferous Lycopods there are two genera, *Lepidocarpon* and *Miadesmia*, which are known to have formed seed-like organs. An integument grew up around the megasporangium, in which only a single megaspore (embryo-sac) came to maturity. Here, however, the Lycopod characters are perfectly evident, both in the sporangial and vegetative organs. These plants are truly Cryptogams which had become (after a fashion) Seed-plants, but there is not the least probability that their imitation seeds had anything to do with the real seeds of the main line of Spermatophyta. The „seed-bearing” Clubmosses, in fact, came too late upon the scene; the old-established Seed-plants were already too strong for them, and it seems that after a comparatively short career they came to nothing.

The characters which have appeared to support a direct affinity between the Pteridosperms and the Ferns are to be found in the male organs, the anatomy, and the habit. As regards the first, it is no doubt often difficult to distinguish the sporangia of a Carboniferous Fern from the pollen-sacs of a contemporary Pteridosperm. Our knowledge of the latter is, however, still very imperfect. Our first information came from Dr. KIDSTON, who, in 1906, identified the male fructification of *Lyginopteris Oldhamia*. He found that the pollen-sacs, in this case, are bilocular. If this should turn out to be general, there would be little real resemblance to the sporangia of a Fern. The evidence in other cases, since discovered, is usually in the form of impressions, showing little of the actual structure.

Great stress has been laid on the Fern-like anatomy of various Pteridosperms. For example, the primary structure of the *Lyginopteris* stem has been compared with that of *Osmunda*, and the structure of *Heterangium* with that of *Gleichenia*. Here, however, the comparison was with recent Ferns, which cannot have any real affinity with Palæozoic Seed-plants. Osmundaceae, it is true, go back to the Permian, but their early representatives have quite a different stem-structure from that which was compared with *Lyginopteris*.

*Medullosa* was polystelic, like most recent and many Carboniferous Ferns, but the moment we begin to examine the details (development,

course of the bundles and so on) the resemblance vanishes. The analogies with recent Ferns can clearly only show a certain parallelism of evolution, not a genetic relation.

When we compare the Pteridosperms anatomically with their contemporary Ferns, we find no approximation whatever between them. Fern-stems of the *Psaronius* type agree with those of *Medullosa* in being polystelic, but differ in every other respect. The older and simpler Primofilices, now very well known as regards two families, have a peculiar anatomy of their own, perfectly distinct from that of any Pteridosperm.

It was an anatomical detail, discovered by Professor Weiss, which first suggested to the present writer that the Pteridosperms had no direct connection with the Ferns. Van Tieghem had shown that one of the differences between Vascular Cryptogams and Phanerogams is to be found in the orientation of the plate of primary wood in diarch lateral rootlets. In the Vascular Cryptogams the plate is at right angles to the axis of the main root; in Phanerogams it is parallel to it. Professor WEISS discovered that in *Lyginopteris* the latter is the case. It is a small point, but a definite one, and shows that in this respect the Pteridosperm *Lyginopteris* was a Phanerogam, pure and simple <sup>1)</sup>.

As regards the external characters, all botanists know that habit is illusory. Yet, when the likeness is very close, it may impress the mind, as it has certainly done in the case we are considering. It is still often impossible to say, from the fronds alone, whether a given Carboniferous plant was a „Seed-Fern” or a true Fern. We are able, however, to demonstrate that in such cases the habit is no guide to affinities. One of the Ferns which Hooker cited as particularly close to the modern Bracken was an *Alethopteris* (then called *Pecopteris heterophylla*). The anatomy of *Alethopteris* is now well known, and proves to be totally different from that of any Fern-frond and very similar to the leaf-structure of a Cycad. Here, then, the habit was clearly deceptive—the resemblance was merely an external one, not necessarily any more significant than the familiar likeness between a succulent *Euphorbia* and a *Cactus*, or between a Frogbit and a Waterlily. The special conditions under which the Carboniferous vegetation had to grow may well explain a similarity of habit in quite diverse groups.

<sup>1)</sup> F. E. WEISS, „The Root-apex and Young Root of *Lyginodendron*,” *Manchester Memoirs*, Vol. LVII, No. 16, 1913.



An important subject of inquiry is suggested by the evidence as to the relative antiquity of Ferns and Seed-plants. There seems now to be no proof of the existence of Ferns, in the ordinary sense, before the Upper Devonian. In the earlier Devonian floras, the only suggestion of Fern-fronds is in the form of a naked, branched rachis, with no lamina, a structure perhaps little removed from the undifferentiated thallus of the simplest landplants.

On the other hand, the Gymnosperms appear to have been well developed in early times. The Upper Devonian genus *Callixylon* had a beautifully-organised wood, even rivalling that of the highest Conifers of the present day. This was not a Pteridosperm, but already something more advanced. From the Middle Devonian we have Hugh Miller's famous, but somewhat neglected „Coniferous Tree" (now *Palaeopitys Milleri*), which, whatever it may have been, shows the structure of a well-developed Gymnosperm. If we may judge by anatomical characters, the Seed-plants seem to have been in advance of the Spore-plants from about the time of the earliest known Land Flora.

The inference from all the facts at present available appears to be that the Seed-plants, of which the Pteridosperms are among the earlier representatives, constitute an independent phylum, of equal antiquity with any of the recognised lines of Vascular Cryptogams. Some of the Seed-plants (not necessarily all, for there may have been distinct races within the main phylum) passed through a Fern-like phase, but we have no reason to believe that they were ever Ferns. What the origin of the Spermatophyta may have been is still unknown, but they must have sprung from some very early race, at least as ancient, and perhaps as simple, as the Psilophytales of KIDSTON and LANG. That such a hypothetical race may have been the common source of the Ferns also is not impossible, though the Fern-like features of the Pteridosperms are no doubt due, for the most part, to parallel development, rather than to common descent.

The question must suggest itself: if the Seed-plants have always been distinct from any known line of Vascular Cryptogams, how did the seed arise? Were there heterosporous forms among the ancient and unknown race from which we must suppose the Spermatophyta to have been derived? Does the current, Hofmeisterian, theory of the origin of the seed represent what really took place, or are the accepted homologies merely analogies? These are speculative questions, on which it

would be vain to enter. Probably the great morphological conclusions of the last century may continue to hold good, but the recognition of the Seed-plants as an independent phylum, which has run its own course from early Devonian times onwards, must some day demand a reconsideration of all questions concerning Phanerogamic and Cryptogamic relations <sup>1</sup>).

---

<sup>1</sup>) The writer made a preliminary statement of his present views before Section K of the British Association, in 1919, and an abstract is published in the Report for that year. See also his Presidential Address to Section K, British Association, 1921.

DAS GENOTYPISCHE VERHÄLTNIS ZWISCHEN DEM  
WILDEN LINUM ANGUSTIFOLIUM UND DEM  
KULTURLEIN, LINUM USITATISSIMUM

VON TINE TAMMES

Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.

(Mit einer farbigen Tafel)

Zugleich mit dem Studium der genotypischen Zusammensetzung verschiedener Varietäten von *Linum usitatissimum*, dem gewöhnlichen Kulturlein, habe ich auch die wilde Art *Linum angustifolium* in dieser Richtung untersucht. Einige der erhaltenen Resultate sind schon früher <sup>1)</sup> erwähnt worden. Diese Mitteilungen bezogen sich auf die Länge, die Breite und die Farbe der Kronblätter und auf die Länge und Breite der Samen. Weil die Untersuchung jetzt viel weiter vorgeschritten ist, will ich das früher Mitgeteilte ergänzen insofern es sich auf die Farbe der Blüte bezieht. Über andere Merkmale, wie die Farbe der Samen und die der Blätter und Stengel, die Art und Stärke der Verzweigung, die Länge des Stengels, die Fertilität und die Lebensdauer u.s.w., welche ich auch seit mehreren Jahren studiere, hoffe ich später zu berichten.

Die Farbe der Blüte von *L. angustifolium* wird in den systematischen Arbeiten als blau oder hellblau angegeben und ich selbst habe sie früher auch als hellblau bezeichnet, weil die kleinen, sehr hellen Blüten in einiger Entfernung diesen Eindruck machen. Bei genauerer Betrachtung ergibt sich aber dass sie nicht rein hellblau sind. (Taf.00, untere Reihe, links). Das äusserste Spitzchen des Kronblattes zeigt eine ziemlich dunkle rotlila Farbe, welche nach der Mitte der Spreite in sehr helllila, fast weiss mit feinen blauen Adern übergeht; die Basis ist blau, weil dort die hellen Intervenia zwischen den breiteren, nahe neben einander

---

<sup>1)</sup> Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. Rec. d. trav. bot. neerl. Vol. VIII, 1911, p. 201.

<sup>2)</sup> Einige Korrelationserscheinungen bei Bastarden. Ebenda, Vol. X, 1913, p. 69.



liegenden Adern fast unsichtbar sind. Der rotlila Ton der Spitze ist ein anderer als der der verschiedenen violett- oder lilablühenden Varietäten von *L. usitatissimum*. Ausserdem zeigt keine der Varietäten von *L. usitatissimum* den auffallenden Unterschied in der Intensität der Farbe zwischen der Spitze und dem mittleren Teil der Kronblattspreite. Ebenso wie bei vielen Varietäten des gewöhnlichen Leins sind die Antheren und der obere Teil der Filamente bei *L. angustifolium* dunkelblau und der untere Teil der Filamente weiss; während bei den Narben der obere Teil hellblau, der untere dunkelblau ist.

Für die Farbe der Kronblätter und der Staubbeutel von *L. usitatissimum* sind, wie ich in meiner letzten Arbeit <sup>1)</sup> erwähnte, jetzt sieben Faktoren festgestellt worden, respektiv mit A, B', C', D, E, F und H angedeutet. <sup>2)</sup> Zum richtigen Verständnis des Folgenden ist es notwendig hier einiges über die Wirkung dieser Faktoren mitzuteilen.

B' und C' sind Grundfaktoren für die Blütenfarbe; beide müssen vorhanden sein damit die Kronblätter gefärbt erscheinen sollen. Die anderen Faktoren ausser H, wirken nur abändernd. D ändert die durch B' und C' zusammen verursachte rosa Farbe in lila und verstärkt zugleich die Intensität, indem F die lila Farbe in blau verändert und zugleich die Intensität ein wenig abschwächt. A und E sind beide ausschliesslich Verstärkungsfaktoren, welche sowohl die rosa als auch die lila und die blaue Farbe intensiver machen. H verursacht mit B' und D zusammen die blaue Farbe der Staubbeutel d.h. die der Wand derselben und die des Pollens. Fehlt einer dieser Faktoren so sind die Staubbeutel gelb. Einige der 20 phaenotypisch verschiedenen, gefärbten Formen und zwar der dunkleren sind auf Tafel III abgebildet worden. Der gewöhnliche, blaublühende Lein, der in der Praxis kultiviert wird, besitzt alle die genannten Faktoren, den verschiedenen anders gefärbten Varietäten fehlen ein oder mehrere derselben.

Von dieser Kenntnis des Genotypus von *L. usitatissimum* ausgehend ist versucht worden denjenigen von *L. angustifolium* festzustellen. Zuvor will ich aber noch mitteilen, dass *L. angustifolium*, wie die vom Herrn REYNDERS im Botanischen Laboratorium gemachte cytologische Untersuchung ergab, diploid 30 Chromosomen besitzt, während Herr

<sup>1)</sup> Genetic analysis, schemes of coöperation and multiple allelomorphs of *Linum usitatissimum*. Journ. of Genetics, Vol. XII, 1922, p. 19.

<sup>2)</sup> Ein mit G bezeichneter Faktor bezieht sich auf die Farbe der Samen und bleibt also ausser Betracht.

REYNDERS für *L. usitatissimum* schon früher die nämliche Anzahl gefunden hat.

An erster Stelle wurde nun untersucht ob *L. angustifolium* die Grundfaktoren B' und C' besitzt. Dies war möglich weil es eine Varietät von *L. usitatissimum* gibt, worin alle Faktoren vorkommen, ausser B' und eine andere, welcher nur C' fehlt. Beide sind weissblühend. Wenn *L. angustifolium* den Faktor B' besitzt, so werden nach Kreuzung desselben mit der weissblühenden Varietät, die B' nicht hat, in F<sub>2</sub> Individuen entstehen, worin die verschiedenen Faktoren von *L. usitatissimum* vorkommen und ausserdem der von *L. angustifolium* stammende B'. Diese Individuen müssen blaue Blüten haben, welche der des gewöhnlichen Leins gleich sind. Unter den mehr als 1500 F<sub>2</sub>-Individuen, welche zusammen in einigen Jahren beobachtet wurden, fand sich kein einziges, welches in der Blütenfarbe vollkommen mit dem gewöhnlichen blauen Lein übereinstimmte. Auch trat kein einziges auf in der dritten bis fünften Generation, welche erhalten wurde durch jedesmalige Selektion der am besten mit *L. usitatissimum* übereinstimmenden Individuen.

Wenn *L. angustifolium* den Faktor C' besitzt, so müssen bei Kreuzung mit der weissblühenden Varietät, die keinen C' hat, in der Nachkommenschaft Individuen mit blauen Blüten gleich derjenigen des gewöhnlichen Leins gebildet werden. Weder unter den 1000 F<sub>2</sub>-Pflanzen, noch unter den 1000 durch wiederholte Selektion erhaltenen Individuen der dritten bis fünften Generation gab es ein solches. Es zeigte sich also, dass die beiden Grundfaktoren B' und C' in *L. angustifolium* nicht vorkommen. Wenn aber *L. angustifolium* B' und C' nicht besitzt und die Blütenfarbe somit durch einen oder mehrere anderen Faktoren verursacht sein muss, so lässt sich bei Kreuzung des blaublühenden *L. usitatissimum* mit *L. angustifolium* erwarten, dass in F<sub>2</sub> Individuen entstehen, die weder B' und C' vom gewöhnlichen Lein noch die Faktoren von *L. angustifolium* besitzen, weissblühende Individuen also.

Früher <sup>1)</sup> habe ich mitgeteilt, dass in der Nachkommenschaft der Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und der grossblütigen blauen Varietät des gewöhnlichen Leins ein einziges Individuum mit weissen Blumen gefunden wurde. Die Kreuzung dieser Pflanze mit verschiede-

<sup>1)</sup> 1. c. 1913.

nen Varitäten von *L. usitatissimum* zeigte aber, dass dieselbe nicht zur Nachkommenschaft der oben genannten Kreuzung gehören konnte, sondern aus einer spontanen Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und der weissen Varietät von *L. usitatissimum* stammen musste. Später sind noch mehr als 2000 Pflanzen der zweiten, dritten und vierten Generation gezüchtet worden, während zugleich auch in der Richtung der hellsten Farbe selektiert wurde, aber kein einziges Individuum mit weissen Blüten ist wieder aufgetreten.

Es ergibt sich also, dass obgleich *L. angustifolium* die Faktoren B' und C' nicht besitzt, darin dennoch auch keine anderen vorkommen, welche sich bei Kreuzung in der gewöhnlichen Weise in Bezug auf B' und C' verhalten.

Wie in vielen in der Literatur bekannten Fällen wird dieser Gegensatz am besten erklärt durch die Annahme, dass die betreffenden in *L. usitatissimum* und *L. angustifolium* vorhandenen Faktoren Allelomorphe sind. Es fragt sich dann aber, ob *L. angustifolium* nur einen einzigen Faktor besitzt, der für sich allein imstande ist Blütenfarbe zu verursachen und der entweder mit B' oder mit C' ein allelomorphes Paar bildet oder ob in *L. angustifolium* sowohl ein Allelomorph von B' als auch einer von C' vorkommt und derselbe somit ebenso wie *L. usitatissimum* zwei verschiedene Faktoren hat. Durch die Kreuzung von *L. angustifolium* mit der weissen Form von *L. usitatissimum*, welcher letzteren sowohl B' als C' fehlt und die erhalten wurde durch Kreuzung der beiden obengenannten weissblühenden Varietäten des gewöhnlichen Leins, wurde diese Frage entschieden. Die hierbei auftretenden weissen F<sub>2</sub>-Individuen bildeten nämlich drei phaenotypisch verschiedenen Gruppen: 1. mit flachen Kronblättern und blauen Staubbeuteln, übereinstimmend mit der weissen Varietät des gewöhnlichen Leins, welche C' nicht besitzt; 2. mit schmalen, gekräuselten Kronblättern mit eingerolltem oberem Rande, und mit gelben Staubbeuteln. Diese gleicht der weissen Varietät des gewöhnlichen Leins, worin der Faktor B' nicht vorkommt; und 3. mit flachen Kronblättern und gelben Staubbeuteln, übereinstimmend mit der weissen P-Form dieser Kreuzung, d. h. mit der Form ohne B' und C'. Die Kreuzung der Weissen der beiden ersten Gruppen nun gab in F<sub>2</sub> auch Individuen mit Blüten übereinstimmend mit denjenigen von *L. angustifolium*. Dieses beweist, dass das Auftreten von Farbe in den Kronblättern dieser Art von dem Vorhandensein zweier verschiedener Faktoren abhängig ist.



*L. angustifolium* besitzt also wie *L. usitatissimum* zwei Grundfaktoren für Blütenfarbe, welche sich aber in ihrer Wirkung von den im letzteren vorkommenden ein wenig unterscheiden und deshalb mit  $B^a$  und  $C^a$  angedeutet werden sollen. Die oben sub 1. genannten Weissen haben also die Zusammensetzung  $B^a B^a c c$ , die zweite Gruppe ist  $b b C^a C^a$ , während der dritten sowohl  $B^a$  als  $C^a$  fehlt. Bei der Kreuzung von  $B^a B^a c c$  mit der weissen Varietät von *L. usitatissimum*  $b b C' C'$  und ebenfalls bei der Kreuzung von  $b b C^a C^a$  mit der weissen Varietät von *L. usitatissimum*  $B' B' c c$  entstanden Individuen mit gefärbten Blüten. Dieses zeigt, dass  $B^a$  mit  $C'$ , und  $B'$  mit  $C^a$  zusammenwirken und Farbe hervorbringen kann. In beiden Fällen besaßen die Blüten der für *L. angustifolium* charakteristischen rotlila Farbenton, obgleich etwas bläulicher. Dieses war auch der Fall bei Hybriden von der Zusammensetzung  $B^a B' C^a C'$ , und auch bei  $B^a B' C' C'$  und  $B' B' C^a C'$ , in welchen nur ein Faktor von *L. angustifolium* und sogar nur heterozygotisch vorhanden ist. Die Faktoren dieser Spezies dominieren also über die von *L. usitatissimum*, sei es auch nicht vollkommen.

In ihrer Wirkung auf die Intensität der Farbe der Adern stimmen  $B^a$  und  $C^a$  aber vollkommen mit  $B'$  und  $C'$  überein. Wie ich früher <sup>1)</sup> mitteilte sind die Adern der gefärbten Varietäten von *L. usitatissimum* dunkler gefärbt als die Intervenia und dies ist auch der Fall bei denjenigen Individuen, welche heterozygotisch sind für  $B'$ . Bei Individuen die für  $C'$  heterozygotisch sind, gleicht die Farbe der Adern dagegen der der Intervenia, so dass die Kronblätter scheinbar ohne Adern sind. Für  $B^a$  und  $C^a$  nun gilt das nämliche. Die für  $B^a$  heterozygotischen Individuen zeigen im Kronblatt dunkle Adern, ebenso wie *L. angustifolium* selbst; während bei den für  $C^a$  heterozygotischen Individuen das Kronblatt scheinbar keine Adern besitzt.

Wie ich oben mitteilte sind für *L. usitatissimum* ausser  $B'$  und  $C'$  noch andere Faktoren nachgewiesen. Auch für diese ist versucht worden festzustellen ob dieselben in *L. angustifolium* vorkommen oder nicht.

Der Faktor F verändert die durch A,  $B'$ ,  $C'$ , D, E zusammen verursachte lila Farbe in blau. Bei Kreuzung von *L. angustifolium* mit dieser lila Varietät von *L. usitatissimum* werden, wenn *L. angustifolium* den Faktor F besitzt, in  $F_2$  Individuen auftreten, welche alle die Faktoren der lila Varietät haben und ausserdem den von *L. angustifolium* stam-

<sup>1)</sup> Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang. Rec. d. trav. bot. néerl. Vol. XII, 1915, p. 225.

menden F, blaublühende Individuen also. Unter den 400 F<sub>2</sub>-Pflanzen gab es aber keine einzige, welche in ihrer Blütenfarbe vollkommen mit der des gewöhnlichen Leins übereinstimmte und ebenso wenig unter den mehr als 1000 F<sub>3</sub>- und F<sub>4</sub>-Pflanzen, die von den in ihrer Blütenfarbe am meisten mit *L. usitatissimum* übereinstimmenden F<sub>2</sub>-Pflanzen stammten.

Wenn aber *L. angustifolium* den Faktor F nicht besitzt, so läst sich erwarten, dass bei Kreuzung desselben mit der blauen Varietät von *L. usitatissimum* in F<sub>2</sub> Individuen auftreten, welche alle die Faktoren dieser letzten Art besitzen ausser F, lila gefärbte also. Diese wurden aber unter etwa 800 F<sub>2</sub>-Pflanzen nicht gefunden und ebensowenig unter den mehr als 2000 F<sub>3</sub>—F<sub>6</sub> Nachkommen welche in der Richtung der lila Farbe selektiert wurden.

Hier handelt es sich wieder um den nämlichen Gegensatz wie bei den Faktoren B' und C' und auch hier lassen die Erscheinungen sich am besten erklären durch die Annahme, dass in *L. angustifolium* ein von F verschiedener Faktor vorkommt, der aber dennoch mit F ein allelomorphes Paar bildet. Ich werde diesen Faktor mit F<sup>a</sup> andeuten. Wenn die Annahme richtig ist, so müssen bei der Kreuzung von *L. angustifolium* mit der lila Varietät von *L. usitatissimum* in F<sub>2</sub> Individuen auftreten, welche die Faktoren von *L. angustifolium* besitzen, ausser F<sup>a</sup>. In der zweiten Generation nun kommen Pflanzen vor mit prachtvoll dunkel rotlila gefärbten Blumen, die Farbe ist dunkler und der Ton roter als die von der Spitze des Kronblattes von *L. angustifolium*. (Taf. 00, dritte Reihe, links und rechts). Die weitere Untersuchung zeigte, dass diesen Individuen der Faktor F<sup>a</sup> fehlt. Während fünf Generationen zusammen an 500 Individuen beobachtet, erwies sich die Farbe als konstant. Während der Faktor F die lila Farbe in blau verändert ist F<sup>a</sup> dazu nicht imstande; denn wie oben mitgeteilt wurde, entstehen keine rein blaublühenden Individuen bei der Kreuzung von *L. angustifolium* mit der lila Varietät von *L. usitatissimum*. Der Farbenton der Blüten, welche am meisten mit der des gewöhnlichen Leins übereinstimmen, ist etwas rötlicher. Die alkalische Wirkung von F<sup>a</sup> ist somit geringer als die von F.

Der für *L. usitatissimum* festgestellte Faktor D verändert die durch B' und C' zusammen verursachte rosa Farbe in lila, und die durch B', C' und F verursachte rosa Farbe in blau d. h. beim Fehlen von D sind alle die gefärbten Formen rosa, heller oder dunkler, abhängig von den aus-

ser B' und C' noch vorhandenen Faktoren. Durch die oben genannte Kreuzung von *L. angustifolium* mit dem gewöhnlichen blaublühenden Lein ergab sich, dass *L. angustifolium* einen mit D allelomorphen Faktor besitzt denn es traten in F<sub>2</sub> und in späteren Generationen keine Individuen mit rosa Blüten auf. Und bei der Kreuzung der rosa Varietät von *L. usitatissimum* mit *L. angustifolium* ergab sich das Verhältnist: 3 für die in F<sub>2</sub> auftretenden rosa und andersgefärbten Individuen, nämlich 120 und 344.

Während die in *L. angustifolium* vorkommenden Allelomorphe von B', C' und F sich von diesen unterscheiden, ist das mit D nicht der Fall. Bei der zuletzt genannten Kreuzung traten nämlich in der Nachkommenschaft blaublühende Individuen auf. Zwar kam unter den 344 nicht rosa gefärbten F<sub>2</sub>-Pflanzen keine einzige vor, aber in der dritten Generation und auch in der vierten wurde je eine gefunden, welche beide weiter konstant blaublühend waren.

Die Zusammenwirkung zwischen D und den anderen Faktoren von *L. angustifolium* B<sup>a</sup>, C<sup>a</sup> und F<sup>a</sup> stimmt überein mit der zwischen D und den Faktoren von *L. usitatissimum*.

Auch bei *L. angustifolium* sind alle gefärbten Formen, welche D nicht besitzen, rosa und in Übereinstimmung mit dem gewöhnlichen Lein dunkler rosa wenn F<sup>a</sup> fehlt als wenn dieser Faktor vorhanden ist. (Taf. 0, zweite Reihe, links). Der rosa Farbenton der aus *L. angustifolium* entstandenen Formen gleicht nicht vollkommen dem der rosa-blühenden Formen des gewöhnlichen Leins. Die durch B<sup>a</sup>, C<sup>a</sup> und F<sup>a</sup> und durch B<sup>a</sup> und C<sup>a</sup> zusammen verursachte Farbe ist etwas weniger glänzend rosa.

Auch die in *L. usitatissimum* vorkommenden Verstärkungsfaktoren A und E haben jeder einen Allelomorphen in *L. angustifolium*. Dieses ging hervor aus der Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und denjenigen Formen des gewöhnlichen Leins, welche entweder A oder E nicht besitzen. Bei der Kreuzung mit der hellblauen Varietät welcher A fehlt und bei der Kreuzung mit der sehr hellblauen, die kein E besitzt, entstanden in F<sub>2</sub> Individuen deren Blumen viel dunkler blau waren als die der blauen P-Formen. Im ersteren Falle war die blaue Farbe aber nicht so dunkel wie die der Blüte des gewöhnlichen Leins. (Taf. 0, dritte Reihe, in der Mitte). Der in *L. angustifolium* vorhandenen mit A allelomorphen Verstärkungsfaktor wirkt also weniger kräftig intensiv. Ich werde diesen mit A<sup>a</sup> andeuten. Der mit E allelomorphe Faktor von *L. angustifolium* dagegen gleicht dem E in seiner Wirkung, denn die bei der



obengenannten Kreuzung von *L. angustifolium* mit dem sehr hellblauen Lein in  $F_2$  gebildeten blaublühenden Individuen stimmen in ihrer Farbe mit der des gewöhnlichen Leins überein. Bei dieser Kreuzung und ebenfalls bei der zwischen *L. angustifolium* und der hellblauen Varietät entstanden auch F-Individuen mit Blüten, welche viel heller gefärbt waren als die des *L. angustifolium*. Diese Individuen hatten die Faktoren dieses letzteren ausser E respektiv  $A^a$ . Erstere waren scheinbar weiss, nur beim Zerquetschen mehrere Kronblätter oder durch Hinzufügen von Salzsäure war es möglich die Farbe nachzuweisen. Die Blüten der Pflanzen ohne  $A^a$  waren nur eben sichtbar gefärbt.

Was schliesslich den Faktor H betrifft, so haben die verschiedenen Kreuzungen gezeigt, dass zum Hervorbringen der blauen Farbe der Staubbeutel in *L. angustifolium* ebenso wie für die der Staubbeutel von *L. usitatissimum* drei Faktoren zusammen vorhanden sein müssen und zwar  $B^a$ , D und ein Faktor der mit H zusammen ein allelomorphes Paar bildet. Erstens haben bei Kreuzung von *L. angustifolium* mit der weissen Varietät von *L. usitatissimum* in welcher  $B'$  fehlt, alle gefärbten Nachkommen blaue Staubbeutel. Diese besitzen  $B^1$  oder  $B^a$ ; die weissen, welche kein  $B'$  oder  $B^a$  besitzten, haben alle gelbe Staubbeutel. Zweitens haben alle rosa gefärbten Nachkommen der Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und einer der rosa Formen von *L. usitatissimum* gelbe Staubbeutel, d. h. alle Individuen, welchen der Faktor D fehlt; während alle anderen, welche D wohl besitzen, blaue Staubbeutel haben. Und drittens entstehen bei der Kreuzung von *L. angustifolium* mit der blauen oder lila Varietäten von *L. usitatissimum* die gelbe Staubbeutel haben, welchen also H fehlt, ausser den P-Formen auch blau- oder lila blühende Pflanzen mit blauen Staubbeuteln, und ausserdem Individuen mit Blüten wie die von *L. angustifolium* gefärbt, aber mit gelben Staubbeuteln. Dieses beweist, dass *L. angustifolium* einen Faktor besitzt der mit  $B'$  und D von *L. usitatissimum* zusammen die blaue Farbe der Staubbeutel verursacht, während beim Fehlen dieses Faktors in *L. angustifolium* diesem auch die blaue Farbe der Staubbeutel fehlt. (Taf. 0, dritte Reihe, rechts). Ob der in *L. angustifolium* vorkommende Faktor vollkommen identisch ist mit H oder nicht ist noch nicht festgestellt worden. Zwar sind die Staubbeutel von *L. angustifolium* etwas dunkler blau als die des gewöhnlichen Leins; es ist aber möglich, dass dies dem Unterschied zwischen  $B^a$  und  $B'$  zugeschrieben werden muss.

Im Anfang ist mitgeteilt worden, dass bei *L. angustifolium* die rotlila

Farbe sich auf den oberen Teil des Kronblattes beschränkt, während der mittlere Teil sehr helllila ist. Bei den gefärbten Formen von *L. usitatissimum* ist die Farbe dagegen über die ganze Spreite bis fast an den Nagel ausgebreitet, an der Basis ist sie nur etwas weniger intensiv.

Bei der Kreuzung zwischen *L. angustifolium* und den verschiedenen gefärbten Varietäten des gewöhnlichen Leins zeigte F<sub>1</sub>, die bei diesen letzteren vorkommenden stärkere Ausbreitung. In F<sub>2</sub> traten beide Typen der Ausbreitung auf, unabhängig von der Farbe der Blüte. Es gab Individuen mit blau oder lila gefärbten Blüten, bei welchen die dunklere blaue oder lila Farbe auf den oberen Teil des Kronblattes beschränkt war, während der mittlere Teil sehr hell gefärbt erschien. Auch kamen Individuen vor, deren Blumen bis an der Basis der Kronblätter die für *L. angustifolium* charakteristische rotlila Farbe zeigten. (Taf. 00 untere Reihe, in der Mitte). Aus diesen Beobachtungen geht hervor dass in *L. angustifolium* und in *L. usitatissimum* Ausbreitungsfaktoren für die Blütenfarbe vorkommen, welche sich aber in dem Grade der Ausbreitung, welche sie verursachen, von einander unterscheiden. Wenn das Verhältnis dieser Faktoren das gewöhnliche ist so werden bei der Kreuzung beider Arten in F<sub>2</sub> Individuen auftreten, die überhaupt keine Ausbreitungsfaktoren besitzen und diese müssen weiss sein, unabhängig von den übrigens vorhandenen Faktoren für die Farbe. Weil aber bei der genannten Kreuzung keine weissblühenden Individuen gebildet werden, muss das Verhältnis der in *L. usitatissimum* und in *L. angustifolium* vorkommenden Ausbreitungsfaktoren ein anderes als das gewöhnliche sein. In diesem Falle ist aber nicht möglich zu sagen wie das Verhältnis beider Arten für diese Faktoren ist. Es ist denkbar, dass ebenso wie bei den Faktoren für die Blütenfarbe, die Faktoren für die Ausbreitung derselben, obgleich von einander verschieden, dennoch Allelomorphe sind. Man kann sich aber auch vorstellen, dass beide Arten denselben Faktor besitzen, nämlich diejenigen, der die von *L. angustifolium* gezeigte geringere Ausbreitung verursacht, während *L. usitatissimum* ausserdem noch einen Faktor hat, der mit ersterem zusammen die grössere Ausbreitung gibt. Solange mir keine Form ohne Ausbreitungsfaktor zur Verfügung steht, ist nicht zu entscheiden, welche der beiden Möglichkeiten die wahre ist. Vorläufig werde ich, wie für die anderen Faktoren getan wurde, die Faktoren beider Arten mit demselben Buchstabe, in diesem Falle mit K andeuten und zur Unterscheidung für *L. angustifolium* K<sup>a</sup> gebrauchen. Alle Varietäten von *L. usita-*

*tissimum* ohne Unterschied besitzen somit den Faktor K, auch die weisblühenden, denn bei Kreuzung derselben mit *L. angustifolium* werden in der Nachkommenschaft Individuen gebildet mit Blüten, die die Ausbreitung der Farbe bis zur Basis des Kronblattes zeigen, ebenso wie sie beim gewöhnlichen Lein vorkommt.

#### ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE UND SCHLUSSBETRÄCHTUNGEN

Im Vorhergehenden ist gezeigt worden, dass die genotypische Zusammensetzung von *L. angustifolium* für die Farbe von Kronblättern und Staubbeuteln in starkem Grade mit der von *L. usitatissimum* übereinstimmt. Es gelang mir auch bei *L. angustifolium* wie früher beim *L. usitatissimum* geschehen war, sieben Faktoren für die betreffenden Merkmale festzustellen. Es sind die Faktoren, welche für *L. usitatissimum* mit den Buchstaben; A, B', C', D, E, F, H angedeutet wurden, während ich sie für *L. angustifolium* A<sup>a</sup>, B<sup>a</sup>, C<sup>a</sup>, D, E, F<sup>a</sup>, H nannte. Ausserdem war es möglich für *L. usitatissimum* einen neuen Faktor K nachzuweisen, während auch für *L. angustifolium*, ein derartigen Faktor, mit K<sup>a</sup> angedeutet, festgestellt wurde. Die hier beschriebene Untersuchung handelt also über acht Faktoren.

Früher wurde für die sieben Faktoren von *L. usitatissimum* nachgewiesen, dass dieselben sich bei der Fortpflanzung unabhängig von einander verhalten und aus dem oben Mitgeteilten ist hervorgegangen, dass dieses auch für die sieben Faktoren von *L. angustifolium* zutrifft. Ausserdem zeigten auch K und K<sup>a</sup> sich unabhängig von den übrigen sieben Faktoren. Von den acht Faktoren von *L. angustifolium* haben zwei, nämlich D und E dieselbe Wirkung wie die in *L. usitatissimum* vorkommenden, während für H noch nicht festgestellt worden ist, ob dieser identisch ist oder nicht mit dem H des gewöhnlichen Leins. Die fünf übrigen Faktoren unterscheiden sich von denjenigen von *L. usitatissimum*. Ungeachtet dieser Unterschiede lassen die beobachteten Erscheinungen sich dennoch weitaus am besten erklären durch die Annahme, dass wenigstens vier von diesen fünf Faktoren von *L. angustifolium* mit den vier übereinstimmenden von *L. usitatissimum* allelomorphe Paare bilden.

Der Charakter der in beiden Arten vorkommenden Faktoren ist, obgleich dieselben verschieden sind, dennoch in hohem Grade übereinstimmend, nicht nur in Bezug auf die Eigenschaften, welche durch die



Faktoren bedingt werden, sondern auch in der Art ihrer gegenseitigen Zusammenwirkung. Was die Unterschiede zwischen den Faktoren betrifft, diese sind dreierlei Art. Erstens gibt es qualitative Unterschiede; so ist der Ton der von den Faktoren B', C' mit F zusammen hervorgerufenen Farbe ein anderer als der von den Faktoren B<sup>a</sup>, C<sup>a</sup> und F<sup>a</sup> verursachte.

Zweitens gibt es quantitative Unterschiede und zwar in diesem Sinne, dass die Faktoren von *L. usitatissimum* dieselbe Wirkung aber intensiver zeigen wie die von *L. angustifolium*. Es geben nämlich B', C' mit F zusammen eine dunklere Farbe als B<sup>a</sup>, C<sup>a</sup> mit F<sup>a</sup>; weiter wirkt A von *L. usitatissimum* kräftiger verstärkend als A<sup>a</sup> von *L. angustifolium* und F wirkt stärker alkalisch als F<sup>a</sup>. Obgleich das genotypische Verhältnis für die Ausbreitung der Blütenfarbe nicht vollkommen festgestellt werden konnte, ist dennoch bekannt, dass auch bei diesem Merkmale der in *L. usitatissimum* vorhandene Faktor stärker wirkt als der in *L. angustifolium* vorkommende.

Im Anschluss hieran will ich darauf hinweisen, dass bei anderen Eigenschaften derartige Erscheinungen auftreten. So sind bei *L. usitatissimum* das Blatt und die Blüte in allen ihren Teile, ebenso wie die Frucht und die Samen grösser als bei *L. angustifolium*, während der Stengel von *L. usitatissimum* länger und dicker ist.

Drittens gibt es eigentümliche Unterschiede in Bezug auf die Dominanz der Faktoren, welche für die beiden Spezies verschieden ist. Von den Faktoren B' und B<sup>a</sup>, C' und C<sup>a</sup>, F und F<sup>a</sup>, welche sich im qualitativen Sinne von einander unterscheiden, dominieren die bei *L. angustifolium* vorkommenden, sei es auch nicht vollkommen. Von den Faktoren A und A<sup>a</sup>, K und K<sup>a</sup>, die quantitativ verschieden sind, dominieren die in *L. usitatissimum* vorkommenden, das sind die Faktoren, welche am kräftigsten wirken. Auch in diesem Falle ist die Dominanz nicht vollkommen.

Die zwischen den Faktoren von *L. usitatissimum* und *L. angustifolium* bestehenden Unterschiede verhindern aber nicht, dass in jeder der beiden Komplexe jeder Faktor durch den übereinstimmenden Faktor des anderen Komplexes ersetzt werden kann, während die Wirkung des Ganzen gleichartig bleibt. Demzufolge werden bei der Kreuzung der beiden Arten alle möglichen Kombinationen gebildet und weil die beiden Formen sich in fünf Faktoren von einander unterscheiden, ist die Anzahl der in F<sub>2</sub> gebildeten verschiedenen Genotypen

$3^5 = 243$ . Wie ich oben mitteilte ist die Dominanz der Faktoren nicht vollkommen, demzufolge unterscheiden sich alle die verschiedenen Genotypen auch phaenotypisch von einander, sei es auch, dass die Unterschiede oft sehr gering sind. Wenn man hierbei in Betracht zieht, dass die Intensität der Blütenfarbe, sogar in einer möglichst gleichmässigen Kultur dennoch fluctuierend variiert, so versteht sich, dass die Grenzen zwischen den verschiedenen Phaenotypen unmerkbar sind. Die zweite Generation tut sich nicht dar wie een Gemisch einer grossen Anzahl scharf getrennter Gruppen; sondern als eine kontinue Reihe, welche sich von der Blütenfarbe des *L. angustifolium* bis an die von *L. usitatissimum* ausbreitet. Vor etwa zehn Jahren <sup>1)</sup> habe ich diese Erscheinung schon beschrieben, ebenso wie die Tatsache, dass die Anzahl der mittleren Typen am grössten ist, was sich mit der jetzt erhaltenen Kenntnis der Faktoren leicht erklären lässt. Obgleich ich damals die bei *L. usitatissimum* und *L. angustifolium* vorkommenden Faktoren für die Blütenfarbe noch nicht festgestellt hatte, meinte ich aus der relativen Anzahl der P-Formen, welche in  $F_2$  beobachtet wurde, etwas über die Anzahl der Faktoren worin *L. usitatissimum* und *L. angustifolium* sich von einander unterscheiden, voraussagen zu können und zwar, dass diese Anzahl drei oder vier betragen musste. Weil die Anzahl der damals beobachteten  $F_2$ -Individuen, nämlich 386, viel zu gering war für eine Kreuzung zwischen zwei Formen, welche wie wir jetzt wissen, sich in fünf Faktoren von einander unterscheiden und ausserdem zu jener Zeit meine Erfahrung im Beurteilen der Farbe viel geringer war, lässt es sich erklären, dass das früher in der ganz anderen Weise erhaltene Resultat nicht vollkommen mit dem später gefundenen übereinstimmt. Dennoch ergibt sich, dass damals mit der so unvollkommenen Methode eine Schätzung erreicht ist welche die Wahrheit sehr nahe kommt.

Jetzt will ich noch das Verhältnis zwischen den beiden Arten etwas näher betrachten. Die Vergleichung ist gerade deshalb wichtig, weil von diesen beiden Formen die eine wilde Art ist und die andere eine Kulturform, welche nirgends wildwachsend vorkommt und welche der ersteren sehr nahe verwandt ist. Schon früher <sup>2)</sup> habe ich auf diese nahe

<sup>1)</sup> 1. c. 1911.

<sup>2)</sup> Der Flachsstengel, eine statistisch-anatomische Monographie. Verh. v. d. Holl. Maatsch. der Wetensch. Haarlem, Verz. 3, Deel VI, Stuk 4, 1907, p. 9 und 1. c. 1911, p. 206.

Verwandtschaft hingewiesen und Argumente für meine Meinung angeführt. Der Hauptsache nach sind diese die folgenden. 1. Beide Arten sind homostyl, die meisten anderen Linum-Arten dagegen heterostyl. 2. Sie zeigen ungeachtet ihrer Unterschiede eine grosse Übereinstimmung im Habitus. Bei beiden ist nämlich die Verästelung an der Basis in hohem Grade vom Standraum abhängig. Wird der gewöhnliche Lein mit grossem Standraum, viel grösser als in der Praxis üblich ist, gezüchtet, so werden an der Basis mehrere Seitenäste gebildet. Wird *L. angustifolium* dagegen sehr dicht gesät, so entstehen Pflanzen, welche an der Basis keine oder nur wenige Seitenäste haben. 3. Der Unterschied in Lebensdauer ist nicht so gross wie man gewöhnlich meint. Für *L. angustifolium* wird angegeben, dass derselben in Mittel- und Südeuropa ausdauernd oder zweijährig ist. In meinen Kulturen, hier in den Niederlanden ist er immer einjährig. *L. usitatissimum* ist gewöhnlich einjährig, es gibt aber Varietäten welche sogar hier den Winter aushalten und zweijährig sind. 4. *L. angustifolium* ist bis jetzt die einzige andere Art mit welcher es gelang, und sogar sehr leicht, *L. usitatissimum* zu kreuzen.

Diesen Argumenten werden jetzt noch die anfangs erwähnte Übereinstimmung in der Anzahl der Chromosomen hinzugefügt und was am wichtigsten ist, die Übereinstimmung im Genotypus der Blütenfarbe. Die Tatsache, dass für diese Eigenschaft, wofür die beiden Arten sich phaenotypisch sogar bedeutend von einander unterscheiden, die Genotypen dennoch teilweise aus denselben, teilweise aus allelomorphen Faktoren zusammengesetzt sind, deutet auf eine sehr nahe Verwandtschaft hin. Ich glaube denn auch, dass die hier beschriebene Untersuchung eine kräftige Stütze liefert für die Auffassung dass von allen wilden Lein-Arten *L. angustifolium* am wahrscheinlichsten als die Stammpflanze von *L. usitatissimum* zu betrachten sei.

Wenn man annimmt, dass *L. angustifolium* indertat die Stammpflanze ist, liegt die Frage nahe, ob sich aus dem Mitgeteilten etwas schliessen lässt über die Weise in welcher die Kulturform aus der wilden Pflanze entstanden ist. Ich will dabei zuvor bemerken, dass sich über den Zeitpunkt, worauf die Veränderung statt gefunden hat auf Grund des Vorhergehenden nichts sagen lässt. Ebenso wenig lässt sich daraus ableiten ob der Unterschied zwischen den beiden Formen auf einem Male entstanden ist, oder ob verschiedene Faktoren zu verschiedenen Zeiten abgeändert worden sind. Eigentlich lässt sich nur eine Sache mit Si-



cherheit schliessen nämlich, dass in diesem Falle keine neuen Chromomeren gebildet sind, sondern dass die Veränderungen sich innerhalb der Chromomeren abspielten. Vorläufig ist unsre Kenntnis hierauf beschränkt, weil wir von der Zusammensetzung der Chromomeren noch sehr wenig wissen. Mehrere Möglichkeiten tun sich dabei vor. Erstens ist es möglich, dass die betreffenden Chromomeren von *L. angustifolium* nur aus einer Art von Genen bestehen und dass beim Stattfinden einer Veränderung dies bei allen Genen eines Chromomers der Fall gewesen sei. Es ist aber auch möglich, dass die Chromomeren mehrere Arten von Genen enthalten, entweder schon bei *L. angustifolium* oder erst bei *L. usitatissimum* infolge einer Abänderung der Chromomeren der ersten Pflanze. Wie die Sache hier liegt ist jetzt noch nicht zu sagen, aber meiner Ansicht nach wird es sich später ergeben, dass viele Chromomeren indertat noch eine Welt an sich bilden, während sich darin auf sehr verschiedene Weise Veränderungen abspielen können.

Groningen, am 20. Dez. 1922

## ERKLÄRUNG DER TAFEL

Alle Blüten sind etwas vergrößert dargestellt, weil sonst die feinen Adern bei der Reproduktion verloren gehen würden.

Obere Reihe, links: *L. usitatissimum*, blau mit gelben Staubbeuteln.

A A B' B' C' C' D D E E F F h h K K. Aus der Kreuzung des gewöhnlichen blauen Leins und der Varietät mit sehr hellblauen Blüten und gelben Staubbeuteln.

Obere Reihe, in der Mitte: *L. usitatissimum*, der gewöhnliche Kulturleins, blau mit blauen Staubbeuteln. A A B' B' C' C' D D E E F F H H K K.

Obere Reihe, rechts: *L. usitatissimum*, lila mit blauen Staubbeuteln.

A A B' B' C' C' D D E E f f H H K K.

Zweite Reihe, links: *L. usitatissimum*, dunkel rosa, mit gelben Staubbeuteln. A A B' B' C' C' d d E E f f H H K K. Aus der Kreuzung rosa  $\times$  lila.

Zweite Reihe, in der Mitte: *L. usitatissimum*, hellblau mit blauen Staubbeuteln. a a B' B' C' C' D D E E F F H H K K.

Zweite Reihe, rechts: *L. usitatissimum*, helllila mit blauen Staubbeuteln. a a B' B' C' C' D D E E f f H H K K. Aus der Kreuzung hellblau  $\times$  lila.

Dritte Reihe, links: rotlila mit blauen Staubbeuteln. A A B<sup>a</sup> B<sup>a</sup> C<sup>a</sup> C<sup>a</sup> D D E E f f H H K K. Aus der Kreuzung von *L. usitatissimum*, lila mit *L. angustifolium*.

Dritte Reihe, in der Mitte: A<sup>a</sup> A<sup>a</sup> B' B' C' C' D D E E F F H H K K. Alle Faktoren des gewöhnlichen blauen Leins, nur A<sup>a</sup> statt A, Aus der Kreuzung von *L. usitatissimum*, hellblau mit *L. angustifolium*.

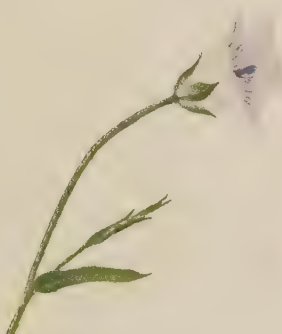
Dritte Reihe, rechts: rotlila mit gelben Staubbeuteln. A A B<sup>a</sup> B<sup>a</sup> C<sup>a</sup> C<sup>a</sup> D D E E f f h h K K. Aus der Kreuzung von *L. usitatissimum*, lila mit gelben Staubbeuteln mit *L. angustifolium*.

Untere Reihe, links: *L. angustifolium*. A<sup>a</sup> A<sup>a</sup> B<sup>a</sup> B<sup>a</sup> C<sup>a</sup> C<sup>a</sup> D D E E F<sup>a</sup> F<sup>a</sup>  
H H K<sup>a</sup> K<sup>a</sup>.

Untere Reihe, in der Mitte: A<sup>a</sup> A<sup>a</sup> B<sup>a</sup> B<sup>a</sup> C<sup>a</sup> C<sup>a</sup> D D E E F<sup>a</sup> F<sup>a</sup> H H K K.  
Die Faktoren von *L. angustifolium*, nur K statt K<sup>a</sup>. Aus der  
Kreuzung von *L. usitatissimum*, blau mit *L. angustifolium*.

Untere Reihe, rechts: A A B<sup>a</sup> B<sup>a</sup> C<sup>a</sup> C<sup>a</sup> D D E E F<sup>a</sup> F<sup>a</sup> H H K K. Die  
Faktoren von *L. angustifolium*, nur A statt A<sup>a</sup> und K statt K<sup>a</sup>.  
Aus der Kreuzung von *L. usitatissimum*, blau mit *L. angustifo-*  
*lium*.





R. Hockley, del.



## A PECULAR EYE-COLOR AMONG MALAMUTE-DOGS

by J. P. LOTSY

14

While walking on the beach of San Francisco-bay near the well-known Cliffhouse, opposite the rocks on which numerous sea-lions have their home, I was struck by a sign „Polar animal-show” near the merry go-round which apparently is an inevitable feature of American seaside-resorts.

The show turned out to consist of Malamute-dogs, used in the staging of the films, illustrating CURWOOD's famous novels. Malamute-dogs are obtained by the Eskimo's by crossing any breed of dogs they can get hold off, with at least four different kinds of wolves, described to me by their intelligent keeper — a Swiss — as „le loup rouge”, „le loup noir”, „le loup gris” and „le loup de Sibérie, presque blanc avec un peu de gris”. These  $F_1$  dog-wolf hybrids are subsequently inbred by the Eskimo's, and their progeny, whenever opportunity is favorable, crossed back with wolves.

No wonder, that by so proceeding, a motley crowd results; I saw animals with long hair and others with short hair, with upright and with hanging ears, with different shapes of the head and body, ranging in color from pure white, through all shades of yellow-red, to almost black.

Yet the keeper took great pains to explain to me that all, with the exception of the white dog, which plays the chief-role in the CURWOOD-films, were „demi-loup”, the latter only being „trois-quart de loup”.

„Regardez Monsieur, c'est si simple”; so speaking, he puts two glasses on a case. „Imaginez-vous l'un de ces verres rempli de vin rouge — sang de loup — l'autre d'eau — sang de chien —; versez le vin dans l'eau et vous aurez le chien-loup: 50 % de vin rouge — le loup — et 50 % d'eau — le chien.”

„Eh bien! qu'est que vous faites en copulant deux chien-loups?” Vous versez de l'eau contenant 50 % de vin, dans du vin contenant 50 % d'eau,



ce qui donne évidemment 50 % de vin et 50 % d'eau et rien que ça."

„C'est pourquoi les descendants des chien-loups restent des chien-loups, c'est aussi pourquoi tous les Malamutes, qui conséquemment ne sont que des chien-loups ont le caractère bon, à exception très rare, et non le caractère méchant du loup."

„A exception très rare"; this gave me my opportunity, so I asked him, whether he knew of any other exceptions.

With the greatest frankness this champion of the constancy hypothesis of wolf-dog hybrids told me that reversions were common, that he had even seen in a single litter: dogs resembling a New Foundlander, a St. Bernard, a Shepherd, a „Grand Danois", an Airdale and a Samojede. He also had seen descendants quite close to „le loup gris", „le loup noir" and „le loup brun", so that there is very little doubt that dog-wolf hybrids segregate.

The fact which struck me at once, after but a cursory glance at these dogs, was the occurrence of eyes of different color in the same individual among them. Such animals had a brown and a grey eye, a condition seen occasionally, but very rarely, among men, horses and dogs. The „grey" eye evidently lacks the yellow or brown pigment of the wolf's-eye or that of „normal" dogs, but is not entirely without pigment, as the eyes are grey and not red.

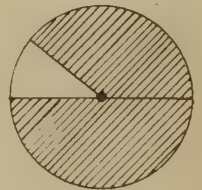
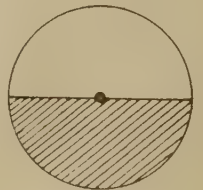
Among some 30 Malamute dogs present, I saw, on cursory examination only:

1 animal with both eyes grey

4 „ with one eye grey and the other brown

2 „ with one eye brown, and the other exactly half brown, half grey

2 „ with both eyes brown, but one of them with a grey sector



These wolf-dog hybrids would evidently furnish admirable material for the study of this peculiar anomaly; it is to call the attention of Californian geneticists to this opportunity, that this short note is published.

## BOEKBESPREKING

BRIDGES, C. B. *Current Maps of the Location of the Mutant Genes of Drosophila melanogaster*. Proceedings of the National Academy of Sciences. Vol 7 pp. 127—132 April 1921.

Op p. 129 van dit artikel vindt men kaarten van de ligging der „genen” in de 4 chromosomen van *Drosophila*, volgens de voorstelling die MORGAN en zijn medewerkers zich van deze — op grond van hun proeven — gemaakt hebben. L.

---

AKERMAN, A. *Untersuchungen ueber Bastarde zwischen Epilobium hirsutum und E. montanum*. Hereditas 1921. Vol. II p. 99—112.

RASMUNSON, H. *Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier Godetia-Arten und ihrer Bastarde*. Hereditas 1921. Vol. II, p. 143—289.

Zoowel *Epilobium* als *Godetia* zijn met *Oenothera* „verwant”. Het was dus van belang vast te stellen of ook bij deze geslachten dergelijke verschijnselen als bij *Oenothera* voorkwamen. Dit blijkt niet het geval te zijn; beide auteurs konden ten minste sterke splitsing in  $F_2$  constateren en besluiten daaruit tot mendelen. Deze conclusie lijkt onweerlegbaar voor de zoogenaamde variëteitenkruisingen binnen de beide, bij de proeven gebruikte, *Godetia* soorten: *Whitneyi* en *amoena*. Voor de zoogenaamde soortskruisingen is wel een sterke splitsing aangetoond, maar daaruit volgt nog niet dat dit op mendelen berust; mendelen kan ook gesimuleerd worden. Wenschelijk ware een onderzoek naar het aantal chromosomen der, voor de kruising gebruikte, soorten, te meer waar de bastaard *Epilobium hirsutum*  $\times$  *montanum* pollensteriel is, zoodat deze alleen met de beide ouders teruggekruist kon worden en de bastaarden *Godetia Whitneyi*  $\times$  *amoena* slechts geringe fertiliteit ver-

toonden. Ook mag niet vergeten worden, dat al vindt nu AKERMAN de reciproke bastaarden tusschen *zijn* *Epilobium*-soortengelijk, LEHMANN tusschen *E. montanum* en *parviflorum* verschillende bastaarden verkreeg, al naar mate der als moeder gebruikte soort, welke reciprook verschillende bastaarden hij als *suave* en *curvatum* heeft onderscheiden.

L.

---

KAPPERT, H. *Ist das Alter der zu Kreuzungen verwandten Individuen auf die Ausprägung der elterlichen Merkmale bei den Nachkommen von Einfluss?* Biologisches Zentralblatt. Mai 1922. Bd. 42. Nr. 5. p. 223—231.

In 1914 en 1917 publiceerde ZEDERBAUR in de „Zeitschrift für Pflanzenzüchtung” twee verhandelingen: „Zeitliche Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei *Pisum sativum*” en „Alter und Vererbung”, die zeer de aandacht getrokken hebben.

Geen wonder, want daarin werd niet meer of minder beweerd, en door proeven gestaafd, dan dat de ouderdom der gameten invloed op den aard der afstammelingen zou hebben.

Zoo zou, zegt KAPPERT, „das als dominierend bekannte Merkmal: gelbe Kotyledonenfarbe bei Bestäubung einer eben erst aufblühenden grünsamigen Pflanze mit Pollen aus einer der letzten Blüten einer gelbsamigen Pflanze, fast nur grüne Bastardsamen geben, während bei Verwendung gleichalter Blüten nur gelbe Samen entstehen sollten. Auch in der zweiten Generation sollte im ersten Falle die Zahl der gelben Samen stark gegen die der im allgemeinen recessiven grünen zurücktreten”. Ik haal dezen zin woordelijk aan, om te laten zien, hoe vaak nog „Merkmal” met het „iets”, dat kenmerken veroorzaakt, verward wordt; de bedoeling is duidelijk.

ZEDERBAUR gebruikte voor zijn proeven „Wonder van Amerika” en „De Grâce”, welke beide rassen ook door KNAPPERT voor zijn proeven, ter controleering van ZEDERBAUR's resultaten, gebruikt zijn.

Het resultaat was, dat geenerlei invloed van den ouderdom der gameten kon worden geconstateerd, noch in  $F_1$  noch in  $F_2$ . De oorzaak van ZEDERBAUR's vermeende resultaten ligt, volgens den schrijver, ten deele in het aangeven der zaadkleur in plaats van de kleur der cotyledonen, ten deele in onvoldoende castreering en daar door veroorzaakte zelfbevruchting.



Van andere proeven omtrent den invloed van den leeftijd der gameten op de nakomelingen zegt KAPPERT:

„Ob die an anderer Stelle (Verh. d. k. k. zool. bot. Gesellsch. 1917 (Ref. Zschr. f. Pflanzenzüchtung 1917, S. 379) veröffentlichten Species-Kreuzungen ZEDERBAUR's zwischen *Primula officinalis* und *P. acaulis* sowie zwischen *Pinus silvestris* und *austriaca*, die bei gewissen heterochronen Bestäubungen Nachkommen gaben, die der Mutter ähnlicher sein sollen, beweiskräftiger sind als die Erbsenversuche, kann ich nicht entscheiden. Nach dem entgegengesetzten Ausfall der von mir wiederholte Versuche mit den Erbsen halte ich eine Deutung derartiger Ergebnisse ohne Zuhilfenahme des „Faktors Zeit“ für sehr wohl möglich und auch wohl den Tatsachen entsprechender“.

Ook wijst de auteur er op, dat HONING's vermoeden van een invloed van den ouderdom van Bastaardplanten op hun nakomelingen, bij *Canna* (Versl. Kon. Akad. Wet. Amsterdam, Nat. Afd. 1916) door RENNER (Zschr. f. Bot. 11 Jarg. 1919) op andere wijze verklaard wordt, zoodat een invloed van den leeftijd, tot nu toe, in geen enkel geval met zekerheid is aangetoond. Verdere proeven hieromtrent worden door hem met een meerdere jaren bloeiende plant genomen, waarover hij later mededeeling hoopt te doen. L.

---

KLEIN, G. *Die Verbreitung des Hesperidins bei den Galieae (Ein neuer Fall von chemischen Rassen)*. Sitzber. der Akademie der Wissenschaften in Wien. Matem-naturw. klasse. Abt. I. 130 Bd. 8 und 9. Heft 1921, p. 295—306.

In de familie der *Rubiaceae* kon bij de *Galieae* en wel bij het geslacht *Galium* alleen, hesperidine worden aangetoond. Zelfs binnen dit geslacht is hesperidine niet algemeen verspreid, doch komt slechts bij een bepaalde, samenhangende, groep van soorten voor, nl. bij *Galium rubrum*, *aristatum*, *Schultesii*, *lucidum*, *meliodorum*, *cinereum* en *mollugo*.

Ieder exemplaar van *Schultesii*, *lucidum*, *meliodorum* en *cinereum* bevat hesperidine; exemplaren van *rubrum* en *mollugo* bevatten nu eens wel, dan weer geen hesperidine. De oorzaak hiervan kon door een uitgebreid onderzoek van de vormengroep *mollugo* worden vastgesteld. Klimaat, groeiplaats, ouderdom hebben hierop geen invloed; voorkomen of niet voorkomen der stof is van exemplaar tot exemplaar verschillend, maar voor ieder exemplaar constant.

Morphologische kenmerken en hesperidine-aanwezigheid gaan niet samen; men kan niet zeggen die of die morphologische variëteit heeft hesperidine, die of die niet, maar er bestaan binnen de „variëteiten” morphologisch zich niet verradende chemische rassen, die door het rijkelijk aanwezig zijn of algeheel afwezig zijn van hesperidine zijn gekenmerkt.

Omtrent het voorkomen der stof bij bastaarden zegt de auteur: „Die sicher bestimmten Bastarde, welche ich im Herbar des botanischen Gartens vorfand, ergaben folgendes:

N <sup>o</sup> .	Bastard.	Hesperidin.
1.	<i>G. verum</i> × <i>mollugo angustifolium</i> . ( <i>G. decolorans</i> Gr. et Godr.).	viel.
2.		viel.
3.		kein.
4.	<i>G. mollugo</i> × <i>lucidum</i> .	viel.
5.		viel.
6.	<i>G. mollugo</i> × <i>verum</i> ( <i>G. Schultesii</i> ).	kein.
7.	<i>G. mollugo</i> × <i>rubrum</i> ( <i>G. delicatum</i> Porta).	kein.

Dort, wo mindestens eines der Eltern sicher Hesperidin hatte, wie bei den Bastarden *G. mollugo* × *G. lucidum* (4 und 5) führen auch diese den Stoff. Im Falle *G. decolorans* (1 und 2) wäre es naheliegend, anzunehmen, dass die Mutterpflanze *G. mollugo* var. *angustifolium* Hesperidin gehabt habe, da *verum* dies nie führt. Bei *decolorans* (n<sup>o</sup>. 3) *delicatum* und *Schultesii* endlich wäre die einfachste Erklärung die, dass grade die in Betracht kommenden Partner (*G. mollugo* var. *angustifolium* und *rubrum*) hesperidin frei waren.

Jedenfalls stimmen die Fälle 1 bis 3 mit der Annahme überein, dass die Varietät *mollugo* var. *angustifolium* eine hesperidin-freie und-führende Rasse in sich birgt.

Klaarblijkelijk neemt de auteur hierbij aan, dat de bastaarden in kwestie F<sub>1</sub> bastaarden zijn, daar, indien het vormen uit latere generaties zijn, gezien de omstandigheid dat *verum* altijd hesperidenvrij is, ook, al was de *mollugo*- ouder hesperidin-houdend, een hesperidine vrije vorm kan zijn uitgemendeld. Terecht zegt dan ook de auteur: Mehrjährige Zuchtversuche könnten hier erst eindeutige Ergebnisse bringen.

L.

WILLIAM BEEBE. *A monograph of the Pheasants*. In 4 volumes, prijs 250 dollar. Published under the auspices of the New York Zoological Society by H. F. and G. WITHERBY 326 High Holborn London, England. Vol. II, 1921 met de gekleurde platen XXI—XLIV en de photogravures 16—39, alsmede de kaarten VI—X.

Dit deel omvat de genera *Gennaesus*, (kaleege fazanten), *Acomus* (kuiflooze vuurrug fazanten), *Lophura* (gekuifde vuurrug fazanten), *Lobiophasis* (de witstaart lel fazant) en *Gallus* (wilde hoenders). Het medegedeelde berust op eigen waarnemingen van den auteur in de natuur en is zoo levendig weergegeven, dat ik, al lezend, den tijd vergat en het onbehoorlijk laat was vóór ik mij ter ruste begaf. Beter aanbeveling kan ik niet bedenken. Ons interesseeren hier vooral de mededeelingen over wilde *Gennaesus*-bastaarden. Over de wilde hoenders zal elders in *Genetica* gesproken worden.

Het Hoofdstuk „Wild Kaleege Hybrids” dan, omvat p. 84—97. De kaart op bladz. 84 toont de geographische verspreiding aan der *Gennaesus*-soorten en de streken waar bastaarden voorkomen.

Uitgaande van de centraal voorkomende *G lineatus*, een soort bij welke het zwart en wit op de bovenveeren ongeveer van gelijke uitbreiding is en fijn vermiculaat doorbroken is, wordt de aanwezigheid van twee of drie divergente lijnen geconstateerd. Naar het Noorden en Westen strekt zich langs de „Himalayan terai” een serie van vogels met donker vederkleed uit, bij welke het wit gereduceerd of op sommige deelen geconcentreerd is. Dit zijn van Oost naar West: *horsfieldi*, *melanonotus*, *leucomelanus* en *albocristatus*. Ieder dezer vertoont „a small amount of variation, but, inter se, no actual crossing has ever been recorded in the wild state”.

Noord-Oost van *lineatus*, vinden wij een tweede lijn van *Gennaesus* fazanten, van welke *nycthemerus*, de zilverfazant, de meest verspreide is. Op het eiland Hainan is „an offshoot from this, *whiteheadi*, quite close to the typical species, but, of course, worthy of specific recognition on account of its complete geographic isolation”.

Verder Z.O. in Annam komt *edwardsi* voor, dichtbij *swinhoei* staande, die op Formosa voorkomt. Van *whiteheadi* en *edwardsi* zijn slechts enkele exemplaren bekend. Omtrent hun voorkomen in 't wild weet men weinig; BEEBE's informatie is second-hand. Hun geïsoleerd voorkomen sluit natuurlijk wilde bastaarden uit. Uit het werk van Mrs. THO-





Gographische verspreiding der Kaleege-fazanten, naar BEEBE:

- |                                |                                    |                                  |
|--------------------------------|------------------------------------|----------------------------------|
| 1. <i>Gennaesus lineatus</i> . | 4. <i>Gennaesus leucomelanus</i> . | 6. <i>Gennaesus whiteheadi</i> . |
| 2. „ <i>horsfieldi</i> .       | 5. „ <i>albocristatus</i> .        | 8. „ <i>edwardsi</i> .           |
| 3. „ <i>melanonotus</i> .      | 6. „ <i>nycthemerus</i> .          | 9. „ <i>swinhoei</i> .           |

De gestreepte zone toont waar verbindings-bastaarden voorkomen.

MAS, Journal of Genetics III, 1914, p. 217, blijkt echter dat bastaarden tusschen *nycthemerus* en *swinhoei* vruchtbaar zijn.

Bepalen wij ons tot Burma en de hieraan grenzende Chineesche staten, dan blijkt deze streek bewoond te worden door drie soorten: *lineatus*, *horsfieldi* en *nycthemerus*, het eenige geval aan BEEBE bekend, dat meer dan één soort van een fazantengeslacht in hetzelfde gebied voorkomt. Dit is niet geheel juist, daar *Gallus bankiva* en *varius* beide op Java voorkomen en WALLACE zelfs exemplaren van beide soorten op de

Ardjoeno aantrof. Dat BEEBE dit hier niet vermeldt, komt niet omdat hij *Gallus* niet tot de fazanten rekent, dat doet hij wèl, maar omdat hij — m. i. ten onrechte — *G. bankiva* op Java als ingevoerd beschouwt.

Behalve de 9 door BEEBE opgenoemde soorten van *Gennaeus*, zijn niet minder dan 36 vormen met binominale namen, als soorten dus, beschreven. Bijna zonder uitzondering zijn deze afkomstig uit het gebied door *lineatus*, *horsfieldi* en *nycthemerus* bewoond, en wel uit de streken waar de gebieden dezer 3 soorten elkaar ontmoeten. Van deze vormen zegt BEEBE l. c. p. 6:

„After studying these forms from every possible point of view, there is no doubt whatever in my mind but that all are natural hybrids. After the three main types of *Kaleege* became differentiated, they seem to have approached one another again, working along the narrow, intersecting valleys of Central and Upper Burma, where cross breeding took place, apparently as freely as it does in captivity.

Waarom bastardeeren nu deze 3 soorten wel met elkaar en *horsfieldi* niet met *melanonotus*; deze niet met *leucomelanus*, noch de laatste met *albocristatus*, op de plaatsen waar de woonplaatsen van deze bij een komen? Waarom geen wilde bastaarden tusschen *horsfieldi* en *melanonotus* bekend zijn, is niet duidelijk; misschien houden deze soorten zich op verschillend soort van terrein op, bastaarden tusschen *leucomelanus* en *melanonotus* ter eenre en *albocristatus* ter andere, zouden, ook al waren zij voorhanden, niet ontdekt worden omdat deze, volgens de resultaten van GHIGI's onderzoek, maar in één factor met elkaar verschillen, terwijl *lineatus* zoowel van *horsfieldi*, als van *nycthemerus* in meerdere kenmerken verschilt, zooals ook *horsfieldi* van *nycthemerus*, wat verklaart, waarom GHIGI bastaarden <sup>1)</sup> van deze verkreeg, die splitsten en vormen gaven van welke vele met de door BEEBE in het wild aange troffene overeenstemmen.

BEEBE zegt dan ook overtuigd te zijn, dat de resultaten tot welke hij gekomen is, door opvolgende onderzoekers wel weinig veranderd zullen worden, juist om deze overeenstemming (l. c. p. 4):

„I feel all the more certain in stating this belief because I find myself in almost perfect agreement with the general conclusions of Prof. ALESSENDRO GHIGI, at least as regards the method of evolution of these

<sup>1)</sup> *Ricerca di Sistematica Sperimentale sul Genere Gennaeus Wagler, Memoria R. Acad. Scienze dell 'Istituto di Bologna 1909.*

birds. It is most significant that while the conclusions of this Italian ornithologist were reached by a study of the phenomena of experimental hybridism, and those of mine by independant observation of wild shot individuals, our results differ only in very minor details.

In Burma, op en over de grens van Yunnan, was BEEBE in de gelegenheid de vogels te bestudeeren uit een klein gebied, waaruit 6 soorten van *Gennaesus*, te weten *affinis*, *granti*, *nisbetti*, *cliffordi*, *batemani* en *horsfieldi* beschreven waren. Van geen dezer trof hij typische exemplaren aan.

Op de *locus classicus* van *affinis* — de benedenloop der Namli rivier — trof hij alleen *horsfieldi* en een vogel aan, die veel overeenkomst heeft met de beschrijving van *obscurus*, maar er toch even veel van verschilde als andere verwante beschreven soorten. Deze beide vormen leefden te samen; de eerste vlucht, die hij zag, bestond uit 3 dieren, alle mannetjes, waarvan twee *horsfieldi* waren en dat schijnt inderdaad het percentage te zijn, waarin *horsfieldi* hier voorkomt. Twee maal zag hij een lichter vogel in gezelschap van *horsfieldi* maar slaagde er niet in dezen te bemachtigen. Ongeveer 20 mijl verder oostelijk, op een hoogte van 4000 voet, trof hij een vlucht van elf *Gennaesus*-individuen aan, waarvan klaarblijkelijk 2 hanen ongepaard waren en de rest uit twee families: een van vijf en een van vier individuen bestond. Door dagenlange waarneming leerde BEEBE deze vogels individueel onderscheiden en begon ze toen eerst te schieten; het gelukte hem 8 dezer vogels te bemachtigen, nl. de geheele uit 4 individuen bestaande familie: ouders en twee volwassen ♂ kinderen in het vederkleed van het eerste jaar; den vader van de 2e familie met een jong ♀ kind van dat jaar en de beide volwassen ongepaarde hanen. Het resultaat was:

#### A. DE UIT 4 DIEREN BESTAANDE FAMILIE:

- vader*: over 't algemeen op *horsfieldi* gelijkend, maar met de smalle rompfranje en de lange staart van *batemani*, de intense blauwe niet gespikkelde rug van *mearsi* en de scharlaken pooten van *nisbetti*, alle in de nomenclatuur van OATES, den beschrijver der vele *Gennaesus*-soorten.
- moeder*: een gewone *horsfieldi*, behalve dat de staart wat lang was.
- eerste zoon*: typische *horsfieldi*, zooals deze in Manipur voorkomt, maar met de basale spikkeling op de binnenste rectrices ongeveer  $\frac{1}{2}$  inch achter de bovenste staartdekveeren zichtbaar.



*tweede zoon*: met kenmerken tusschen die van *obscurus* en *davisoni*.

B. DE BEIDE BEMACHTIGDE DIEREN UIT DE, UIT 5 DIEREN BESTAANDE, FAMILIE.

*vader*: oppervlakkig beschouwd sterk op *lineatus* gelijkend, met wat grover spikkeling, en met de buitenvlaggen der buitenste staartveeren bijna geheel zwart, zooals in *andersoni*. De centrale staartveeren geheel gespikkeld, met geen schijn of schaduw van een witte plek. Geen spoor van rompfranje.

*dochter*: afwijkend van alle beschreven vormen.

C. DE 1e ONGEPAARDE HAAN, vrij wel *horsfieldi*.

D. DE 2e ONGEPAARDE HAAN leek, tusschen de andere, een *nycthemerus*; bleek na geschoten te zijn, een donkere vorm van *ripponi*, maar met groenachtige, in plaats van scharlaken pooten.

Overall in de gearceerde gebieden werden dergelijke resultaten verkregen. Prachtig vergelijkingsmateriaal verkreeg BEEBE uit huiden, van zilverfazanten, gedurende een jaar of meer door een Chinees in verschillende deelen van Yunnan en N. Shan verzameld, die deze voor dameshoeden naar Europa wilde zenden, maar die, daar de uitvoer verboden is, te Rangoon geconfisceerd werden.

Er waren zes balen — alle als eendenveeren aangegeven — in de eerste baal was ongeveer 25 % zuivere *nycthemerus*, 60 % typische *ripponi* 15 % ongeveer intermediair, wat meer in de richting van *ripponi* en soms met de donkerder tinten van *rufipes*.

De andere balen leverden:

35 % *nycthemerus*, 15 % vrij wel *rufipes*, 15 % *sharppei*, 20 % dicht bij *ripponi*, 5 % dicht bij *horsfieldi* en de rest anomaal.

Het resultaat van BEEBE's onderzoek is, dat de als soorten beschreven: *affinis*, *andersoni*, *annamensis*, *assimilis*, *atlayi*, *batemani*, *beli*, *cliffordi*, *cuvieri*, *davisoni*, *elegans*, *granti*, *haringtoni*, *jonesi-ripponi*, *macdonaldi*, *mearsi*, *nisbetti*, *oatesi*, *obscurus*, *ommansyi*, *prendergasti*, *ripponi*, *rufipes*, *sharppei*, *wickhami* en *williamsi* alle kruisingsproducten zijn uit de streken waar *nycthemerus*, *lineatus* en *horsfieldi* aan elkaar grenzen.

Dit is wel het fraaiste voorbeeld van beginnende soortsvorming, door bastardeering, bij dieren in de vrije natuur, dat men wenschen kan.

L.

BROWN, A. R. The Andaman Islanders; A study in Social Anthropology. Cambridge at the University Press 1922. pp. XIV + 504 + 20 plates + 2 maps. Price 40 s. net.

Van belang voor de invloeden, die deel kunnen hebben aan vermenging, alias kruising, is het feit, dat epidemiën, die deze eilanders decimeerden, de oorspronkelijk streng van elkaar gescheiden stammen tot met elkaar huwen hebben gedwongen.

L.

WILLIAM BEEBE. A Monograph of the Pheasants. Vol. III Price 12 l. 10 s. net.

Het. voor ons belangrijkste gedeelte van dit deel handelt over *Phasianus*, en legt weer nadruk op de rol, die bastardeering bij de soortsvorming heeft gespeeld. Een interessant voorbeeld van de directe afhankelijkheid van de soortsvorming van kruising en de onafhankelijkheid der soortsvorming van uitwendige omstandigheden vormt het ontstaan van fazanten in Tring, het landgoed van Lord Rothschild in Engeland, uit een mengsel van daar, voor de jacht losgelaten, *Phasianus colchicus*, *torquatus*, *versicolor* en *pallasi*, die, op geen enkele wijze onderscheiden konden worden van de wilde *Ph. sitchuensis* uit het hart van China.

L.

B. W. BATESON, Interspecific Sterility. Nature, July	15 1922, p. 76
R. RUGGLES GATES, " " " Aug.	5 1922, p. 176
J. W. H. Harrison " " " Sept.	2 1922, p. 312
R. RUGGLES GATES, " " " Sept.	30 1922, p. 447
J. P. LOTS, " " " Dec.	23 1922, p. 843

In antwoord op een kritiek van CUNNINGHAM (Nature, June 17) naar aanleiding van een lezing van BATESON, waarin deze er den nadruk op legde, dat tot heden nog nooit een twijfelloos steriele bastaard was verkregen van volkomen fertiele ouders, die, onder critische waarneming, uit een gemeenschappelijken ouder waren ontstaan, komt BATESON in het eerste van bovengenoemde artikels op dit punt terug.

Hij wijst er op, dat, voor zoover wij weten, alle rassen van huisdieren

of cultuurplanten b.v. van honden, kippen, hoenders, kool, erwten van *Primula sinensis* en van vele andere planten, met elkaar gekruist, nooit steriele bastaarden leveren, hoewel die rassen vaak genoeg van elkaar verschillen om voor soorten te worden gehouden.

Kruisen wij daarentegen natuurlijke soorten, zelfs zulke, die, naar onze schatting, zeer nauw verwant moeten zijn, dan vinden wij „constantly” dat deze met elkaar geen nakomelingen geven, of, dat hun nakomelingschap, min of meer steriel is.

CUNNINGHAM komt er tegen op dat BATESON deze interspecies-steriliteit het hoofdkenmerk van de soort noemt; hij kan echter, meent BATESON, niet ontkennen, dat het althans één der hoofdkenmerken van de soort is.

Dr. CUNNINGHAM voert twee voorbeelden aan, die tegen BATESON's meening spreken: *Oenothera gigas*, die niet „freely breeds” met diploïde *Oenotheren* uit welke zij is ontstaan en zekere *Drosophila*-mutanten. *Oenothera gigas* wordt echter door BATESON niet voor een soort gehouden omdat wij nauwelijks „an unresolved pair of twins, such as the tetraploid must be”, als zoodanig kunnen erkennen. Wat de *Drosophila*-mutanten, die met elkaar gekruist ten deele steriele bastaarden geven, betreft, is het eene geval later aan hem, die het ontdekte, onjuist gebleken en het andere, bij naonderzoek niet bevestigd.

In het tweede artikel wijst GATES er op, dat interspecies-steriliteit lang niet zoo algemeen is, als men vroeger meende. Bij soortskruisingen binnen het geslacht *Oenothera* is fertiliteit der bastaarden zelfs regel. Steriliteit wordt volgens hem veelal veroorzaakt door samenkomen van lethale factoren en deze zijn niet tot wilde soorten beperkt, komen o.a. veel bij de mutanten van *Drosophila* voor.

Bij dieren berust — zooals b.v. bij paard en ezel — de steriliteit wel veelal op de aanwezigheid van een verschillend aantal chromosomen bij de ouders; zoo is bij de *Drosophilidae* met groote verschillen in vorm en aantal van chromosomen de interspecies-steriliteit zeer groot, hoewel toegegeven moet worden dat zoodanig chromosomenverschil niet de eenige oorzaak kan zijn, daar *D. melanogaster* en *D. simulans*, die zeer sterk op elkaar gelijken en vrijwel overeenkomstige chromosomenstellen hebben, ook met elkaar steriel zijn. Dit is echter een extreem geval en er zijn vermoedelijk veel meer voorbeelden, „to cite on the other side” *Oenothera gigas* is, naar zijne meening, wèl een soort, daar, naar hij veronderstelt, nog een andere verandering in het kiemplasma van dezen



vorm, dan het verdubbelen van het aantal chromosomen heeft plaats gevonden. Volgens hem wordt het veelvuldig voorkomen en de evolutionaire beteekenis van tetraploide soorten in de natuur nog lang niet genoeg gewaardeerd, zoo bestaat b.v. binnen het geslacht *Potentilla* een heele groep van wilde soorten, die tetraploid is, ten opzichte van andere. Soorten met 4x chromosomen zijn ook binnen andere genera bekend b.v. bij *Lactuca*, *Crepis*, *Muscari*, *Acer*, enz.

HARRISON geeft in zijn artikel aan GATES toe, dat tetraploidie een belangrijke rol in de evolutie der soort heeft gespeeld. Hij gelooft echter niet, dat de belemmering van vrije kruising door verschil in chromosomen getal, zooals tusschen diploide, tetraploide en hexaploide vormen zoo groot is, als men a priori zou meenen, ten minste zeker niet bij de *Salicaceae*, wier cytologie MISS BLACKBURN en hij hebben onderzocht. Zoowel bij *Populus* als bij *Salix* is het haploide fundamenteele chromosomengetal 19. Alle onderzochte *Populus*-soorten waren diploid, binnen *Salix* werden diploide, tetraploide en hexaploide soorten gevonden. Hij vestigt in dit artikel speciaal de aandacht op de *Caprea*-groep, omvat- tend, naar zijne en veler anderen meening, de soorten *S. caprea*, *S. cinerea* en *S. aurita*. Deze soorten lijken echter zoo zeer op elkaar dat vele botanici ze als tot ééne polymorphe soort behorend, beschouwen, andere wèl *S. aurita* als een afzonderlijke soort willen erkennen, maar *cinerea* en *caprea* met elkaar vereenigen.

*S. aurita* en *S. cinerea* zijn tetraploid, *S. caprea* is in meerderheid diploid, maar van deze bestaat een tetraploid ras, dat, in de natuur, niet onderscheiden kan worden van het diploide type.

Ieder dezer 4 vormen nu, en dat is in dit verband van bijzonder belang kan gemakkelijk met de andere drie gekruist worden en de zoo verkregen  $F_1$ , bastaarden zijn met elkaar fertiel. Niet alleen dit, maar ook andere soorten kunnen met deze bastaarden worden vereenigd. Zoo maakte HARRISON  $[(Salix\ purpurea \times S.\ viminalis) \times S.\ cinerea] \times S.\ caprea$  (tetraploid) en HERIBERT-NILSSON zelfs  $\{[(S.\ cinerea \times S.\ purpurea) \times S.\ aurita] \times (S.\ viminalis \times S.\ caprea)\} \times (S.\ viminalis \times S.\ phylicifolia)$ . In het eerste geval namen twee diploide en twee tetraploide soorten deel, in het tweede, drie (of twee) diploide, twee (of drie) tetraploide en een hexaploide vorm.

Bij *Salix* is interspecies-steriliteit niet afhankelijk van het chromosomengetal, want diploide *S. triandra* laat zich evenmin met de diploide *S. purpurea* kruisen als met tetraploide *S. cinerea* of hexaploide *S. An-*

*dersonia*, terwijl het zeer gemakkelijk is deze zelfde diploide *S. triandra* met de tetraploide *S. alba* of *S. fragilis* te kruisen.

GATES erkent in zijn tweede artikel het belang van HARRISON's mededeeling, maar meent niet dat de kwestie gaat om de mogelijkheid van het verkrijgen van bastaarden tusschen vormen met verschillende chromosomengetallen, maar om het resultaat, dat bij kruisingen van tetraploide met diploide, een triploiden vorm met onvaste chromosomen-inhoud is, die in de natuur — behalve wanneer apogamie optreedt — niet tot stabiliteit leidt. Woordelijk zegt hij:

„The hybrid may cross back with either parent, but this leads to new and irregular chromosomenumbers, with the result that, in the absence of apogamy, stability will be reached only when the extra chromosomes have been lost and the number has reverted to the diploid, or possibly in some cases to a balanced intermediate number. The two parental species, respectively diploid and tetraploid, will in the meantime each have carried on its own line of descent.

It follows that if a tetraploid form arises from a diploid species in Nature, it will continue to breed true, while its hybrids with the parent species will not give rise to a permanent line of descent unless there is apogamous reproduction. This is, for practical purposes, a condition of physiological isolation. *Spiranthes cernua* is a probable example of this sort, and there are many others. Once two such independent lines of descent are established, the divergence between them may go on increasing as fresh variations occur in each series.”

LOTSY resumeert deze artikelen aldus:

„Steriliteit tusschen wilde soorten is lang zoo algemeen niet als men vroeger wel heeft gemeend, zij komt echter ongetwijfeld veel voor, zowel bij soorten met hetzelfde aantal chromosomen als bij soorten met een verschillend aantal. De oorzaak van dit verschijnsel staat allermintst vast. Daarentegen zijn kruisingen tusschen rassen van huisdieren en cultuurplanten, althans zoo goed als zonder uitzondering, fertil. GATES merkt echter terecht op, dat steriliteit veelal in termen van lethale factoren kan worden uitgedrukt en dat zulke lethale factoren zeer algemeen voorkomen bij de door MORGAN uit *Drosophila* gekweekte rassen.

Naar LOTSY's meening stelt BATESON de vraag niet juist, als hij vraagt hoe steriliteit uit fertiliteit ontstond. Deze wijze van vraagstelling is een gevolg van de, onbewezen, veronderstelling dat rassen en soorten door mutatie ontstaan.

Volgens zijn opvatting is het punt van uitgang, zoowel bij het ontstaan van rassen als van soorten: een plaatsgegrepen kruising. In alle gevallen waarin het product van zulk een kruising een steriele bastaard is, wordt de poging tot ras- of soortsvorming in de geboorte gesmoord.

Kruisingen, die volkomen fertiele nakomelingen gaven waren den mensch het meest welkom en — als men in aanmerking neemt welk een gering percentage der op de wereld aanwezige wilde soorten aandeel aan de vorming onzer cultuurvormen heeft gehad —, kunnen zulke, uitsluitend met elkaar fertiele nakomelingen gevende, kruisingen zeer wel door den mensch van af het begin zijn geselecteerd. Maar ook bij kruisingen, die naast met elkaar fertiele, met deze of onder elkaar steriele nakomelingen gaven, heeft de primitieve mensch, uit den aard der zaak, de fertiele geselecteerd en kreeg daardoor een uitgangsmateriaal gelijk aan dat van bastarden, die dadelijk alleen fertiele nakomelingen leverden.

Om goed gekarakteriseerde rassen uit zulk eene populatie, welker leden met elkaar fertiel zijn, te verkrijgen, stond den mensch slechts één middel ten dienste: isolatie en wij weten, dat afzondering het alpha en omega van succesvolle teelt is.

Natuurlijke soorten nemen ook in een of andere plaats gegrepen kruising hun oorsprong, en ook de Natuur kan slechts door middel van isolatie goed begrensde vormgroepen m. a. w. soorten doen ontstaan. Kant en klare isolatie vond de Natuur bij onderling steriele producten eener kruising, zoodat deze door haar bevoordeeld werden, wat het overwegen van onderling steriele soorten in de natuur verklaart.

Samenvattend dus: Het punt van uitgang bij het doen ontstaan van cultuurrassen door den mensch en bij het ontstaan van soorten in de natuur is hetzelfde, te weten: een gemengde populatie van onderling fertiele en onderling steriele vormen, producten eener kruising. De mensch heeft de onderling fertiele, de natuur de onderling steriele vormen geselecteerd, van daar het verschil in onderlinge fertiliteit tusschen cultuurrassen en natuurlijke soorten. Volgens deze opvatting is steriliteit tusschen soorten niet uit fertiliteit ontstaan maar was deze een direct gevolg van kruising.

L.



LEWELLYS F. BARKER. The relation of the Endocrine Glands to Heredity and Development. Science June 30. 1922, p.p. 685—690.

Het artikel geeft de rede weer, die de auteur den 10 Juni 1922 als Voorzitter der Amerikaansche Eugenics Research Association te Cold Spring Harbor op Long Island heeft gehouden. De auteur wijst er op, dat de beteekenis der klieren zonder uitvoergangen pas kort geleden goed beseft is, maar nu, door leeken vaak overschat wordt, wat alleen tot teleurstelling kan leiden. Het belang dezer klieren ligt in hun afscheidingen, die, daar zij niet naar buiten afgevoerd worden, integensstelling tot de excreties, zeer wel als increties kunnen worden aangeduid.

De voornaamste incretorische organen zijn zeven in getal, te weten (1) de schild- of thyroïde klier; (2) de parathyroïde klieren; (3) de *hypophysis cerebri* of pituitaire klier; (4) de *epiphysis cerebri* of pineale klier; (5) de suprarenale klieren (uit twee deelen van zeer verschillende functie, n.l. het medullaire of chromaffine deel en de schors of interrenale deel, bestaande); (6) de Langerhansche eilanden van de pancreas en (7) het interstitieele weefsel van de gonaden (ovaria en testikels). De door deze klieren afgescheiden producten, hun increten, worden hormonen genoemd; slechts van enkele van deze beginnen wij den chemischen aard zoowat te begrijpen, van de meeste weten wij in dit opzicht nog zeer weinig.

Te geringe, zoowel als overdreven, functioneering der incretorische klieren veroorzaakt afwijkingen, die onder den naam endocrinopathiën worden samengevat, en die door scherpe klinische waarneming, ten deele ook door proefnemingen op dieren, konden worden vastgesteld.

Voorbeelden zijn b.v. Basedowsche ziekte, ten gevolge van overfunctie en idiopathische myxoedema tengevolge van onderfunctie der schildklier, gigantisme en acromegalie als gevolg van over- en Froehlich's syndroom met genitale dystrophie als gevolg van onderfunctie der *hypophysis cerebri*, verder Addisonsche ziekte ten gevolge van vernietiging der suprarenale klieren en pseudo-hermaphroditisme ten gevolge van overontwikkeling van deze.

Deze endocrine ziekten, schijnen in den regel van endogenen oorsprong te zijn, niet een gevolg van infectie's, of andere exogene oorzaken, hoewel soms natuurlijk wel eens beschadiging der betreffende klieren door infectie of trauma voorkomt, maar het gevolg van constitutie-anomaliën, dus van genotypischen aard.

Dit verklaart waarom endocrinopathiën in bepaalde families plegen voor te komen, terwijl de betrekkingen, die tusschen de verschillende endocrine organen bestaan wellicht verklaren waarom een ziekte veroorzaakt door de schildklieren (Basedowsche ziekte) bij één lid der familie, een ziekte veroorzaakt door de pancreas (*diabetes mellitus*) bij een ander lid der familie, een ziekte veroorzaakt door de hypophyse (*dystrophia adiposogenitalis*) bij een derde lid, en een van pluriglandulairen oorsprong bij een vierde voorkomt.

De increties dezer klieren zonder uitvoergang, ook wel hormonen genoemd, werken soms op organen ver van de betrokken klier gelegen en spelen een belangrijke rol in de normale ontogenese, zoodat hun goede werking noodzakelijk is voor de vorming der lichaamsdeelen en voor het rijpen van functies op de juiste plaats en op het juiste oogenblik.

De vraag is nu, kunnen hormonen ook het kiemplasma zoodanig veranderen dat dit nieuwe erfelijke factoren doet ontstaan, die dan van generatie tot generatie overerven?

BARKER meent van niet „Until more proof has been brought than has hitherto been advanced, we shall not be justified, so far as I can see, in accepting the theory that conditional influences change hereditary factors”. Terecht wijst hij er op, dat de mensch ter bestudeering van deze kwestie buitengewoon ongeschikt is, daar de voortplanting van den mensch, zooals iemand het eens niet onaardig uitdrukte, berust op „voortdurende kruising van polyhybride heterozygote bastaarden”, eene wijze van uitdrukking, niet onderdoende voor de „dubbele porte-brisée deur, die naar beide kanten opengaat”, maar die, ter waarschuwing, haar nut kan hebben.

L.

---

H. GLÜCK, Ueber die Vielgestaltigkeit der weissen Seerose. Berichte Deutsch. Botanische Gesellschaft. Generalversamlungsheft Bd. XXXIX 1921 p. (7) — (8).

Op de, in München, den 8sten en 9den Augustus 1921 gehouden vergadering der Deutschen Botanischen Gesellschaft, wijst GLÜCK op de sterke veelvormigheid der witte waterlelie, niet alleen ten opzichte van de zeer modificeerbare kenmerken maar ook, wat de fructificative ornen betreft. Ongeveer 40 verschillende vormen heeft men onderscheiden, die door de meeste botanisten tot ééne, door andere echter tot 2 à

4 soorten worden gebracht. Een uitgebreid onderzoek brengt GLÜCK er toe, twee „goede” soorten te onderscheiden, welker diagnose ik hier, in de oorspronkelijke taal, afschrijf.

1. *Nymphaea alba* L.

Kelchblätters 4, Kronblätters (14) 19—25 (selten 32). Filamente lineal, so breit oder breiter als die Anthere. Pollen mit grossen und unregelmässigen Stacheln besetzt. Narbenschleibe flach, seltener trichterig vertieft, in den allermeisten Fällen rein gelb; selten schwach violett, aber niemals roth oder purpurn. Narbenzähne 9—23, an kleinen Blüten 9—13. In der Regel sind die Zähne vorne breitabgerundet. „Zentralkegel halbkugelig bis eiförmig, (1) 2—4 (4.5) mm. lang und 0.7—3 (3.5) mm. dick. Frucht kugelig, seltener birnförmig. Samen oval, 2—3,5 mm. lang und 1 bis 2.3 mm. dick.

In Schweden findet sich an einer sehr beschänkten Lokalität eine rotblühende Rasse, die vielfach in Kultur sich befindet. — Die zwei Hauptnerven der zwei basalen Blattlappen sollen sich in ihrer Verlängerung stets schneiden. *N. alba* ist im Vergleich zu *N. candida* eine mehr wärmeliebende Pflanze, die sich von Zentral- und West-Europa bis nach Nord-Afrika und in den Orient erstreckt.

2. *Nymphaea candida* Presl.

Kelchblätters 4, Kronblätters 16—22 (selten 25); Filamente in der mittleren Region elliptisch verbreitert und stets breiter als die Anthere. Pollen kugelig, nur sehr fein granuliert. Narbenschleibe trichterig vertieft, selten flach. Narbenschleibe bald gelb, bald violett, bald dunkler purpurn und viele Nuancierungen zwischen diesen Farben zeigend. Frucht eiförmig, selten kugelig. Samen oval 3—5 mm. lang und 1.5 bis 2.5 mm. dick.

Prof. SERNANDER hat vor kurzem auch eine rotblühende rasse der *N. candida* beschrieben. An vielen Standorten bleiben die Blüten der *candida* nur halb geöffnet. Die zwei Hauptnerven der zwei basalen Blattlappen sollen sich in der Verlängerung nicht schneiden. *N. candida* ist in Vergleich zu *N. alba* eine mehr kälteliebende Pflanze, die sich von Zentral- und Ost-Europa bis in die arktische Zone erstreckt.

Tusschen deze beide soorten bestaan allerlei tusschenvormen: „In der Tat zeigt die Beobachtung, dass fast alle für *alba* angegebenen Merkmale sporadisch auch bei *candida* auftreten können”. Daar CASPARY reeds aangetoond had „dass die beiden Arten zich leicht künstlich bastardieren lassen”, zou het voor de hand liggen deze tusschenvormen



als bastardeeringsproducten te beschouwen, maar GLÜCK meent dit niet te mogen doen omdat hij van ongeveer 100 hem bekende vindplaatsen der witte waterlelies, er slechts drie kent op welke *N. candida* en *N. alba* naast elkaar voorkomen.

Volgens hem zijn onze witte waterlelies relicte der warme tertiairtijd toen in Europa 5—8 *Nymphaea* soorten voorkwamen, naast *Euryale*, *Nelumbo*, *Camboba* en *Brasenia*. Hij besluit daarom: „Ich möchte daher eine andere Theorie vertreten, welche die schwankenden Charaktere der *N. alba* und *N. candida* zu erklären vermag. Die weisse Seerose scheint mir heute noch einen groszen Formen-Kreis darzustellen, der noch im Stadium der phylogenetischen Entwicklung sich befindet und aus dem sich zunächst zwei Species herauszubilden suchen”.

Veel „verklaren” doet dit, naar de meening van den Referent nog niet. De vraag blijft dan toch open, waarop de veelvormigheid berust. Kon GLÜCK’s opvatting bevestigd worden, dat de tusschenvormen geen kruisings producten van *candida* en *alba* zijn, dan ware dat zeer interessant. Referent zou dan geneigd zijn een vroegere kruising aan te nemen waaruit en *N. candida* en *N. alba* en de tusschenvormen van deze waren ontstaan en uit welken chaos zich nu *candida* en *alba* als de „fittest” beginnen los te werken, wat, naar zijne meening, inderdaad bij de „soorts”-vorming de *modus procedens* is. Tegen GLÜCK’s opvatting schijnt Referent echter de omstandigheid te spreken, dat *spontane* tusschenvormen tusschen *alba* en *candida*, vooral in Silezië en in Rusland zijn waargenomen en dat SCHMALHAUSEN (Bot. Ztg. 1875 Sp. 539) vertelt, dat de pollenkorrels dezer tusschenvormen zoowel met steksels — zooals bij *N. alba*, als met korreltjes, zooals bij *N. candida* — zijn bezet. Dit doet er toch sterk aan denken, dat de door GLÜCK bijeengebrachte tusschenvormen hun bestaan wel aan een kruising van *N. alba* met *N. candida* te danken hebben. Het voorkomen van deze op plaatsen waar een van beide ouders ontbreekt, kan zeer goed verklaard worden door verspreiding door middel van wortelstokken, zoo als dit onlangs door DANSER bij steriele *Rumex*-bastarden werd aangetoond (Kruidkundig archief 1921). L.

---

## WIJZE VAN UITGAVE

**GENETICA** verschijnt in twee-maandelijksche afleveringen, waarvan 6 een deel vormen tot een omvang van 36 vel druks.

Verhandelingen, samenvattende overzichten, kritische besprekingen van nieuwe literatuur, boeken en overdrukken ter bespreking, betrekking hebbende op onderwerpen uit de erfelijkheids- en afstammingsleer zoowel als op verwante takken van wetenschap, worden gaarne ingewacht door de Redactie, **Dr. J. P. Lotsy, Arnhemsestraatweg 14, Velp (Gld.)** Voor alle zaken, de uitgave betreffende, wende men zich tot de firma **MARTINUS NIJHOFF** te 's-Gravenhage.

Voor oorspronkelijke verhandelingen is in den regel 3 vel druks beschikbaar, voor overzichten 1 à 2 vel en voor besprekingen, behalve van groote werken, 1 bladzijde. Het honorarium bedraagt f 20.— per vel druks, waarbij tekstfiguren en tabellen als tekst berekend worden. Meer dan 10 overdrukken worden tegen den kostenden prijs in rekening gebracht.

Alle bijdragen in **GENETICA** worden in de Nederlandsche, Duitsche, Engelsche of Fransche taal geschreven; aan oorspronkelijke Nederlandsche verhandelingen moet door den schrijver een kort uittreksel in een andere taal toegevoegd worden.

Van verhandelingen wordt steeds een proef en revisie, van overzichten en besprekingen slechts op uitdrukkelijk verlangen revisie gezonden. Men wordt verzocht de proef of revisie, welke afgedrukt kan worden, onmiddellijk te doen toekomen aan de Redactie.

Ter vermijding van onnoodige correctie-kosten wordt men verzocht bijdragen persklaar, in duidelijk leesbaar, zoo mogelijk schrijfmachine-schrift, in te zenden op aan één zijde beschreven papier.

---

**MARTINUS NIJHOFF**  
UITGEVER — 's-GRAVENHAGE

- LOTSY, J. P. Evolution by Means of Hybridization. 1916. gr. 8vo. In linnen ..... fl 4.20.  
— Het Evolutievraagstuk. 1921. VIII en 58 blz. 8vo ..... fl 1.50.  
— De Wereldbeschouwing van een natuuronderzoeker in verband met de voorgestelde wijziging van Art. 192 der Grondwet. 1917. 8vo. fl 2.10  
— Over Oenothera Lamarckiana als type van een nieuwe groep van organismen, die der kernchimëren, benevens beschouwingen over de waarde der genenhypothese in de erfelijkheids- en evolutieleer. 1917. Met 2 afbeeld. kl. 8vo. .... fl 1.20  
SIRKS, M. J., Handboek der Algemeene Erfelijkheidsleer. 1922. X en 494 blz. met 5 gekl. platen en 127 afb. 8vo. In heel buckram ..... fl 15.—

**NAAMLOOZE VENNOOTSCHAP**  
**VAN DE GARDE & CO'S**  
**DRUKKERIJ**  
**ZALT-BOMMEL**

**HOOFDWERK:**  
**HET GEREEDMAKEN VAN**  
**WETENSCHAPPELIJKE**  
**WERKEN IN VERSCHIL-**  
**LENDE TALEN.**



**DE MEEST UITGEBREIDE,**  
**OOK TABELLARISCHE**  
**WERKEN, GEVEN WIJ**  
**IN HUN GEHEEL IN**  
**PROEF**

**MARTINUS NIJHOFF - BOEKHANDEL - 's-GRAVENHAGE**

Voorhanden:

**ŒUVRES DE PASTEUR.** — Les travaux de Pasteur n'avaient jamais été réunis. Le Dr. PASTEUR Vallery-Radot les a rassemblés et classés. Complètes en 7 volumes

Tome I. — Dissymétrie moléculaire. (Avec portrait, 480 pages, nombreuses figures, in-8 gr. .... fl. 12.50

Tome II. — Fermentations et Générations dites spontanées. (600 pp., nombr. fig, in-8 gr.) . . . . . fl. 16.25

**WILLIAM BEEBE,** A monograph of the Pheasants. 4 volumes, with numerous coloured plates drawn by Thorburn, Knight, etc. together with maps and numerous photographs by the author.

large 4to. cloth . . . . . fl. 600.—

**H. VAN RIJMENAM = 's-GRAVENHAGE**

TEL. H: 2157

**Speciaal adres voor LUXE BINDWERK**



DEEL V. AFL. 2

LIBRARY

RECEIVED

AUG 30 1923

MAART 1923

U. S. Department of Agriculture

# Genetica

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

ONDER REDACTIE VAN

DR. J. P. LOTSY



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF

1923

## INHOUD

	Blz.
A CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF SOME SPECIES AND SPECIES HYBRIDS WITHIN THE GENUS SACCHARUM, by DR. G. BREMER (with 52 illustrations)	98
A PRELIMINARY STATEMENT OF THE RESULTS OF MR. HOUWINK'S EXPERIMENTS CONCERNING THE ORIGIN OF SOME DOMESTIC ANIMALS, by J. P. LOTSY and K. KUIPER (with 18 illustrations on 3 plates) III . . .	149
DIE THEORIE DER RHEGMATYPIE, von H. PRELL (Mit 4 Figuren und 2 Tabellen) . . . . .	177
DER VERERBUNGSTHEORETISCHE CHARAKTER DER PARTHENOGENESE, von H. PRELL (Mit 8 Figuren) .	191
BOEKBESPREKINGEN. . . . .	209
<p>HAROLD H. BENDER, The home of the Indo-Europeans, door J. P. LOTSY — R. C. BENEDICT, Which Boston Fern is best? door J. P. LOTSY. — EZRA BRAINERD, Violets of North America, door J. P. LOTSY. — L. COCKAYNE, The Southern-Beech (<i>Nothofagus</i>) fo- rests of New Zealand door J. P. LOTSY. — P. J. S. CRAMER, Cof- fees of the Dutch East Indies, door J. P. LOTSY. — B. DÜRKEN und H. SALFELD, Die Phylogense, door M. A. VAN HERWERDEN. — KITAHARA, Ueber die Entstehung der Zwischenzellen der keim- drüsen des Menschen und der Säugetiere und ueber dezen physio- logische Bedeutung, door M. A. VAN HERWERDEN. — J. C. B. MOENS, De kinacultuur in Azië, door J. P. LOTSY. —</p>	

---

## BERICHT

- Dorénavant „Genetica” publiera les *articles originaux* en Allemand, Anglais, Français ou Hollandais, selon le choix des auteurs.
- In future *original articles* for „Genetica” can be written in Dutch, English, French or German according to the preference of the authors.
- Künftighin können, nach Wahl der Autoren, *Originalmitteilungen* in „Genetica” Deutsch, Englisch, Französisch oder Holländisch abgefasst werden.
-

# A CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF SOME SPECIES AND SPECIES HYBRIDS WITHIN THE GENUS SACCHARUM <sup>1)</sup>

by DR. G. BREMER

Botanist of the Experiment-station at Pasoeroean

## INTRODUCTION

Before 1885 it was generally supposed that no *Saccharum officinarum* could produce fertile seeds. The circumstances, that sugar cane flowers but rarely, that many varieties of it are partially or wholly sterile, that the seeds are very small and require careful treatment to induce them to sprout, have doubtless caused this misconception. A. DE CANDOLLE <sup>2)</sup> even still wrote in the second edition of his „L'origine des plantes cultivées”, which was published in 1883, „personne à ma connaissance n'a décrit ou figuré la graine”. HACKEL <sup>3)</sup> also, writes 1889 of *Saccharum officinarum*, „Cariopsin nemo adhuc videsse videtur”. Still it is said, that J. W. PARRIS <sup>4)</sup> has grown sugar cane from seed on the isle of Barbados as early as between 1858 and 1861, while it is also reported that the regent (native chief) of Kendal, Java, NOTO HAMI PRODJO <sup>5)</sup>, has obtained sugarcane from seed in 1862.

These experiments have been of no practical use for the cultivation of the sugarcane; the possibility to obtain cane from seed had not been noticed or at least had soon been forgotten.

In 1885 SOLTWEDEL, the first Director of the Experimentstation, „Mid-

<sup>1)</sup> Translated from the Dutch in „Mededeelingen van het Proefstation voor de Java-Suikerindustrie”. Archief van de Suikerindustrie in Nederlandsch-Indië 1922 p. 1—111.

<sup>2)</sup> A. DE CANDOLLE, L'origine des plantes cultivées, deuxième édition. 1883.

<sup>3)</sup> E. HACKEL, Andropogoneae in A. de Candolle Monographiae Phanerogamarum VI.

<sup>4)</sup> J. D. KOBUS, Historisch overzicht over het zaaien van suikerriet. Archief voor de Java-Suikerindustrie I p. 15.

<sup>5)</sup> D. F. VAN ALPHEN, Natuurk. Tijdschr. v. Nederl. Indië, Deel 25 1862 p. 359.



den-Java" at Semarang, began to experiment with the sowing of sugarcane. In that same year he succeeded in his efforts to induce the seeds of „glagah", *Saccharum spontaneum*, to sprout <sup>1)</sup>. Next year he began to investigate the flowering of the sugarcane and the condition of the pollen. He found that the inflorescences of several varieties produced normal flowers, and observed frequently sprouted pollen on the stigmata of the varieties Mauritius-cane and Loethers'-cane. He also observed, in the case of „glongong", perfectly normal flowers, pollination, fertilisation and the formation of seed" <sup>2)</sup>, and concluded: „the first thing to do now, is to try the possibility of crossing „Glongong", Mauritius-cane and Loethers".

In 1887 SOLTWEDEL tried to cross „glagah" with Loethers <sup>3)</sup>. He writes: We have chosen this year for such a cross „glagah" and Loethers; Glongong could not be included because this kind only begins to flower at the time when the flowering of Loethers is over. Crossing sugarcane is however extremely difficult on account of the extreme smallness of the flowers. By means of a very small pair of scissors we tried to cut away the, as yet unopened, anthers, in a number of flowers of glagah and Loethers. Subsequently we applied Loethers-pollen to the castrated flowers of glagah and reciprocally. The result was the obtention of seed from the glagah flowers, while all Loethers-flowers failed to set seed".

SOLTWEDEL however was by no means sure that the glagah-seed owed its origin to the foreign pollen. He obtained no seed from the cross glagah  $\times$  Loethers, but nevertheless the idea to cross sugarcane was his.

In the same year SOLTWEDEL obtained seed of nine kinds of sugar-

<sup>1)</sup> Tijdschrift voor Land- en Tuinbouw en Boschcultuur. 2e jaarg. 1886—87 p. 104.

<sup>2)</sup> ibidem, p. 210.

<sup>3)</sup> ibidem 3e jaarg., p. 129.

<sup>4)</sup> The Java-planter never speaks of sugarcane varieties. He speaks of different „soorten" of sugarcane, meaning a species, the english differentiation between kind and species has no equivalent in Dutch, both conceptions are covered by the word „soort". Wherever we speak in this translation of „kinds", we mean individuals, belonging to the species *Saccharum officinarum*, which have been multiplied by cutting. A kind consequently embraces all clones obtained from a seedling-variety of *Saccharum officinarum*. Wherever species is used, this term is used in the botanical sense.

cane, but that of six of these kinds only sprouted. Yellow Hawai-cane alone however gave strong plants <sup>1)</sup>. Consequently it was SOLTWEDEL who proved in 1887 that sugar-cane could produce good seed.

From this moment on, the efforts to obtain sugarcane-seedlings have been diligently pursued. The seed, or, more correctly, the fruit has first been described and pictured by BENECKE <sup>2)</sup>.

Independently of SOLTWEDEL, J. B. HARRISON and T. R. BOVELL <sup>1)</sup> obtained sugarcane from seed in Barbados in the year 1889. In 1890 already 2500 seedlings were present on that island.

In the beginning many seedlings perished in Java, as was later found, because they were raised in sand in the shadow.

MOQUETTE <sup>3)</sup> found in 1891 that sugar-cane seedlings should be allowed to develop in rich soil in full sunlight. By this method he could transplant, the next year, about 5000 seedlings, derived from 38 different kinds, on the fields. At that time Java cultivated almost exclusively Black Cheribon-cane, which suffered much from the sereh-disease. The goal to be held in view consequently was the obtention of kinds of sugarcane, by means of crossing, with a high percentage of sugar and a high or complete immunity against the sereh-disease. One tried to obtain this result by crossing the highly productive Black Cheribon with other kinds with a high resistance against sereh.

Advised to do so by MOQUETTE <sup>4)</sup> BOURICIUS crossed in 1893 Black Cheribon with Canne-morte or Fidji and obtained 21 seedlings. In 1894 he reported that Fidji-cane resists sereh so well, that bibit-plantations in the mountains were superfluous <sup>5)</sup>, even a third generation of this cane was entirely free of sereh. The seedlings unfortunately not. In 1895 <sup>6)</sup> he found already the sereh-disease among the clones obtained from the 1893 seedlings J. H. WAKKER, at that time Director of the Experimentstation „Oost-Java” at Pasoeroean and J. D. KOBUS intended

<sup>1)</sup> J. D. KOBUS, Historisch overzicht over het zaaien van suikerriet. Archief I p. 17.

<sup>2)</sup> F. BENECKE, Over suikerriet uit „zaad”. Mededeelingen van het Proefstation „Midden-Java” te Semarang 1889.

<sup>3)</sup> MOQUETTE, Is het kweeken van suikerriet uit zaad op groote schaal mogelijk? Teysmannia, 3e deel. 1892, p. 610.

<sup>4)</sup> R. J. BOURRICIUS, Zaaien en kruisen van suikerriet. Archief I, 1893, p. 500.

<sup>5)</sup> R. J. BOURRICIUS, Kruisingsproeven van Cheribonriet met Canne-morte. Archief II. 1894, p. 807.

<sup>6)</sup> R. J. BOURRICIUS, Archief III. 1895, p. 976.

to cross Black Cheribon cane with other species of the genus *Saccharum*, supposed to be immune against sereh. They consequently sought the solution in the obtention of species-hybrids. In 1893 WAKKER <sup>1)</sup> wrote:

„We must try to obtain one or more varieties, preferable in some respect to the ones, now in our possession.”

The respects, first to be kept in mind, are:

- 1°. a higher percentage of obtainable sugar;
- 2°. a greater resistance against disease.

In the same year WAKKER proceeded to cross Cheribon sugarcane, with Kassoer-cane, found to grow feral at the foot of the Tjerimai, and, by him, supposed to be a wild *Saccharum*-species. From this cross 13 plants were obtained.

In the year 1890 KOBUS travelled in British-India with the object in view to obtain different kinds of sugarcane fit to be planted on the island of Banka. All kinds which remained free of the dreaded disease on that island should subsequently be sent to Java.

In his report of this trip he writes <sup>2)</sup>:

„A large number of the British-India Cane-varieties seem to me to belong to another species of *Saccharum*. We may possibly succeed in crossing these with our kinds of sugar-cane and thus obtain hybrids, which in addition to the high sugar-content of both parents combine the dimensions of the one and the resistance of the other.”

Among the different forms of sugar-cane which he introduced into Banka were Chunnee and Ruckree, differing greatly in habit from *Saccharum officinarum*. He thought it highly probable that these would be immune against sereh and expected much from crosses in which they took part. After having been cultivated at Banka, where they remained healthy, they were transported to Java where the Striped Preanger was now crossed for the first time with Chunnee <sup>2)</sup>. The cross was successful. From that time crossing of species has been executed repeatedly with the result that plants have been obtained with a good sugar-content and a strong resistance against sereh. *Saccharum officinarum*, Chunnee and Kassoer have always participated in these crosses. A great percentage of the species-hybrids, so obtained, are per-

<sup>1)</sup> J. H. WAKKER, Onze zaadplanten van het jaar 1893. Archief I, p. 386.

<sup>2)</sup> J. D. KOBUS, De zaadplanten der kruising van Cheribonriet met de Engelsch-Indische varieteit Chunneé. Archief VI. 1898, p. 625.



fectly fertile. It thus became possible to cross hybrids of *Saccharum officinarum* and Chunnee with hybrids of *Saccharum officinarum* and Kassoer, and to cross the products, so obtained, with *S. officinarum* again. In this way very complicated combinations have been obtained.

The Kassoer-cane has been considered by KRUGER<sup>1)</sup> as possibly the wild ancestor of the sugarcane, JESWIET however is of opinion, that Kassoer is a spontaneous hybrid of *Saccharum spontaneum* and *S. officinarum*. In the years 1918, 1919 and 1920 namely numerous crosses between *Saccharum officinarum* (sugarcane) and *S. spontaneum* (glagah) have been obtained in Pasoeroean, among which many individuals resemble Kassoer closely in habit. It is therefore highly probable that Kassoer is a hybrid between sugar-cane and glagah, so that all Kassoer crosses have to be considered as crosses between the species: *S. spontaneum* and *S. officinarum*.

The species-hybrids made by the experimentstation of Pasoeroean consequently are built up from *Saccharum officinarum*, *Saccharum spontaneum* and Chunnee-cane, the latter being cane which cannot be considered to belong to either of the two species of *Saccharum* mentioned.

Since 1918 additional crosses have been made between *S. officinarum* and another *Saccharum*-species, common in the South of China; while one contemplates, if possible, to cross all species of *Saccharum* with one another at the Pasoeroean station. It is ofcourse highly desirable to have a firm basis for these crosses in the exact morphological description of all *Saccharum* species, with which JESWIET is now occupied. Cytological investigation is of no less importance for the differentiation of the species. The last 15 years have shown, namely, that species, belonging to one genus, frequently differ in chromosome-numbers and that these, in many cases form a progressive series. TAHARA<sup>3)</sup>, for instance, found in the gametes of species of the genus *Chrysanthemum* the chromosome numbers, 9, 18, 27, 36 and 45. According to HEILBORN<sup>4)</sup> the haploid

<sup>1)</sup> W. KRUGER, Das Zuckerrohr und seine Kultur, p. 24.

<sup>2)</sup> J. JESWIET, Beschrijving der soorten van het suikerriet. Derde bijdrage. Archief 1916, p. 3143.

<sup>3)</sup> MASATO TAHARA, Cytological Studies in *Chrysanthemum*. Botanical Magazine Tokyo. Vol. XXIX 1915, p. 48.

<sup>4)</sup> OTTO HEILBORN, Zur Embryologie und Zytologie einiger *Carex*-arten. Svensk. Bot. Tidskr. 12. 1918.

chromosomenumbers of *Carex* are 8 in the case of *C. pilulifera*, 16 in that of *C. [ericetorum]*, 24 in that of *C. digitata*, while *C. caryophyllea* and *flava* both have 32 chromosomes in their gametes. STOUT gives 37 as the haploid chromosome-number of *C. aquatilis* and JUEL 52 as that of *C. acuta*.

In the case of the edible pisang or banana TISCHLER <sup>1)</sup> found different chromosome-numbers among the different races, to wit in the case of „Dole” 8, in that of „Radjah Siam” 16, in that of „Kladi” 24 chromosomes in the gametophyte, while D'ANGREMOND <sup>2)</sup> found in the „Applebacove” 11—12 and in „Gros-Michel” 16, both, also being banana-races.

The present investigation will show that *Saccharum officinarum* and *S. spontaneum* differ in chromosome-number, and that varieties belonging to these species have the same chromosomenumber as the types, while the morphologically different canes *Chunnee* and *Ruckree* have the same number of chromosomes but a number differing both from that of *S. officinarum* and from that of *S. spontaneum*.

There exist already two articles on the number of chromosomes within the genus *Saccharum* neither of which can be harmonised with each other nor with my own results. FRANCK <sup>3)</sup> found in the case of *Saccharum officinarum* 14 as the haploid and 28 as the diploid number and KUWADA <sup>4)</sup> mentions 68 chromosomes in the diplonts both of *S. officinarum* and *S. spontaneum*.

Something will also be said about a preliminary investigation of the cytology of some hybrid individuals from crosses of *Saccharum officinarum* and *S. spontaneum*.

## CHAPTER I

### MATERIAL AND METHOD

As the number of chromosomes is very high in all cases in which spe-

<sup>1)</sup> G. TISCHLER, Untersuchungen ueber die Entwicklung des Bananen-Pollens. Arch. f. Zellforschung V. 910.

<sup>2)</sup> A. D'ANGREMOND, Parthenocarpie und Samenbildung bei Bananen. Flora 107. 1915, p. 57—110.

<sup>3)</sup> W. J. FRANCK, Somatische kern- en celdeeling en microsporogenese bij het suikerriet. Diss. 1911.

<sup>4)</sup> YOSHINARI KUWADA, Ueber die Chromosomenzahl van Zea Mays L. Botanical Magazine Tokyo. Vol. XXIX. 1915, p. 87.

cies of *Saccharum* have been investigated, it was thought advisable to try to determine the chromosome numbers in the pollen-mother cells. Not only that they — as well as the embryosacmothercells — have much larger nuclei than the vegetative tissue, but in these cells, as is well known, the number of chromosomes is reduced to one half during karyokinesis. In the prophase of the division the chromosomes arrange themselves in pairs, which by a process of shortening finally take the aspect of almost isodiametric clumps, which can easily be counted, the more so as their number is only one half that of the chromosomes in vegetative tissue. The chromosomes in dividing nuclei in rootpoints on the other hand, are curved longitudinally, stretched, and double in number, which makes counting so difficult that it is well nigh impossible to state their exact number.

We therefore must determine in the first place, at which stage in the development of the inflorescence dividing pollenmothercells are present.

The *Saccharum*-inflorescence is a compound panicle; the main axis carries lateral axes of the first order, these such of the second order, even axes of the third order may occur. The lateral axes of the second order, eventually those of the third order also, are racemes with stunted internodes. At the nodes of these racemes we find, alternately placed on the

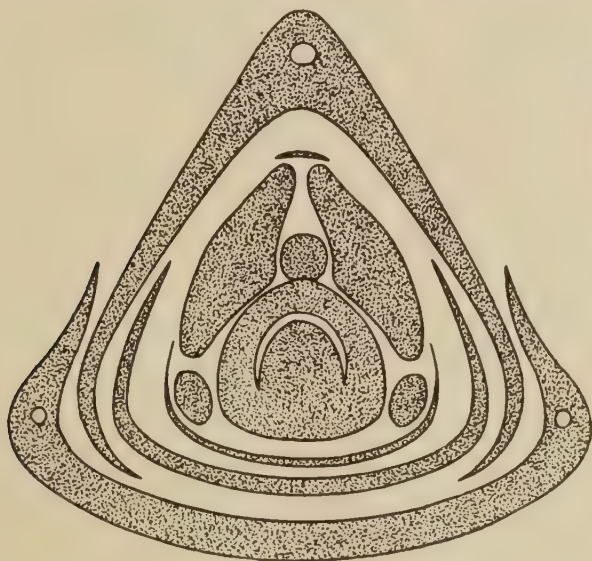


Fig. 1a.

axis, a pair of spikelets, consisting of a sessile and a peduncled spikelet. Each spikelet is surrounded by a row of long hairs, inserted at the base of the spikelet. The spikelets are uni-florous. Fig. 1 shows the diagram



9 of a spikelet of *Saccharum spontaneum*, drawn from two microtome-sections. It shows the presence of three glumes, a palea inferior and a palea superior.

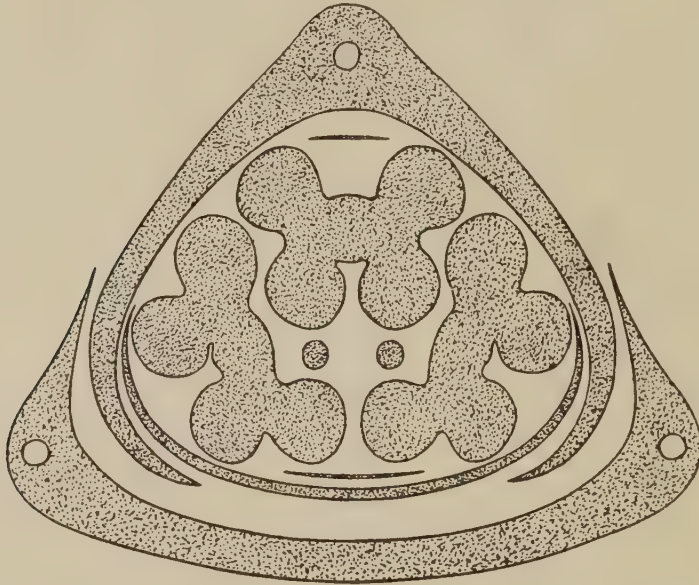


Fig. 1b.

Fig. 1. Diagram of a spikelet of *S. spontaneum*.

a. crosssection at the level of the ovule and the lodiculae;  
b. " " " " of the anthers.

Glume I is bicarinate and has two main veins; glume 2 is carinate, is placed opposite to glume 1 and is surrounded by the borders of the latter, glume 3 is found inside of glume 1 and is coriaceous. The palea inferior is situated inside of glume 2, mostly linear and coriaceous and can be absent in the case of *S. officinarum*. The palea superior is usually much shorter than the palea inferior and is very variable in shape. Inside of the two paleae there are three anthers, an ovary with two feathery stigmata and two lodicules. Inside of the ovary there is one campylo-tropous ovule inserted laterally on the wall of the ovary. The ovule has two integuments, the outer of which surrounds the inner one but partially.

This is shown clearly in fig. 2, ; in later stages with a full-grown embryosac, the situation remains the same. The but partial inclusion of the inner integument in the outer one is of very frequent occurrence among *Graminaceae*, it was found, for instance, in the case of *Triticum*

by GOLINSKI <sup>1)</sup> and in that of *Zea Mays* by GUIGNARD <sup>2)</sup>. The anthers have two thecae, each with two microsporangia. The wall of the thecae consists of four celllayers: epidermis, endothecium, a, la-

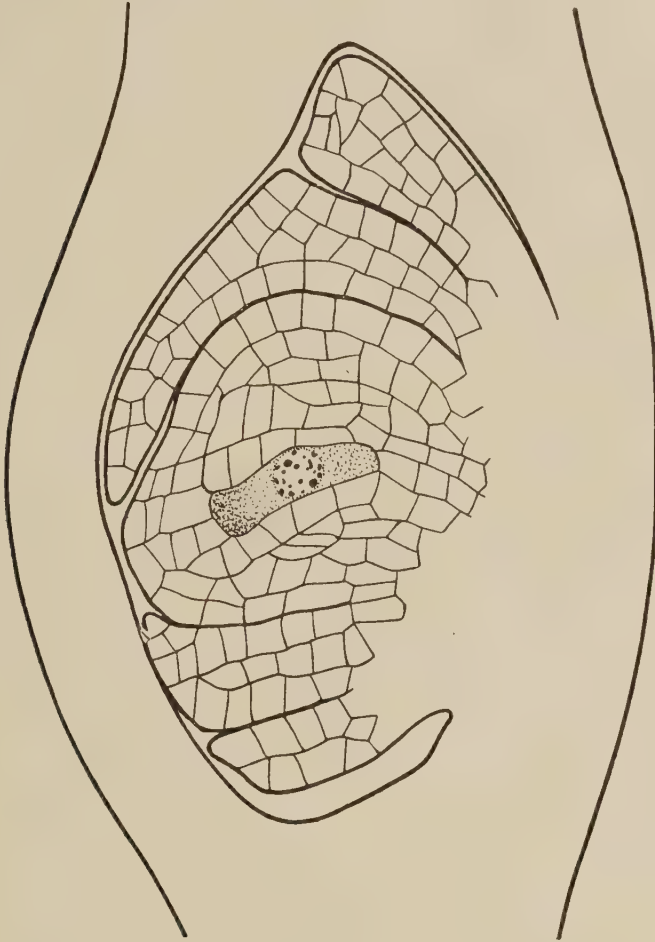


Fig. 2.

Fig. 2. Median section of a young ovule with embryosac-mothercell of *Saccharum officinarum* (Formhybrid 247 B)  $\times$  380.

ter on obliterating, layer of cells and tapetum. The tapetum surrounds, in young anthers, the pollenmothercells in such a way, that each pollen mothercell touches the tapetum at one side (comp. fig. 9 and 10 p.121).

The sugar-cane inflorescence is placed terminally at the top of the stem. The vegetative growing point has been transformed already into

<sup>1)</sup> S. J. GOLINSKI, Ein Beitrag z. Entwicklungsgesch. des Androeceums und des Gynaeceums der Gräser. Bot. Cbl. Bd. LV. 1893, p. 1.

<sup>2)</sup> L. GUIGNARD, La double fécondation dans le Maïs. Journ. de Bot. 1901.

a fertile one, about three months before flowering. The last leaves formed by the growing point before transformation have a deviating shape. This allows us, to recognise which of the sugar-cane stems in a field are destined to flower. WILBRINK and LEDEBOER <sup>1)</sup> have given a good description of these appearances. They say:

„The first indications of flowering of sugarcane, are furnished by the fact, that the distance between successive leaf joints, which normally decreases towards the top, now begins to increase at the highest joints. This is caused by a lengthening of the successive leafsheaths. Joined to this is a steep direction of the top leaves, caused by the successive shortening of the leafblades. If we determine the longitudinal proportion of sheath and blade in the case of successive leaves below the inflorescence, we see that the more the sheath lengthens, the blade shortens and that, consequently, the whole length of the leaf remains approximately constant. The last leafsheath, the one which encloses the inflorescence, can reach a length of more than one meter, the last leafblade, the so called flag, is usually not longer than a few decimeters (in the case of the kind known as G. Z. 100 about 40 cm against the 95 cm of the sheath)”. They also remark:

„The midrib is very weakly constructed at the base of the leafblade, so that the blade easily gives away at that point and subsequently hangs downwards; this happens especially frequently to the flag. The further pushing apart of the leafpoints, is caused besides by the greater length of the leafsheaths, also by the lengthening of the internodes towards the top.”

Usually 7 or 8 floral leaves are found at a flower-stem. As long as the blades of these have not all appeared above the case formed by the sheaths of the vegetative leaves, but when the metamorphosis of the „leaf-crown” is already visible the Javanese call the cane-stem, which shows this appearance „boenting” (pregnant). This boenting-condition becomes more and more conspicuous the more the blades of the floral leaves appear. About 3 weeks after the first indications of „pregnancy”, the flag appears. The pushing far apart of the leaf-sheaths occurs during the „flag-period” because the stretching of the highest internodes does not begin until all leafsheaths are full-grown. The axis between the highest stem-internode and the axil of the lowest lateral axes

<sup>1)</sup> G. WILBRINK en F. LEDEBOER, De geslachtelijke voortplanting bij het suikerriet. Arch. XIX. 1911, p. 368.



of the panicle is still unstretched during the „boenting”-stage; the stretching begins almost simultaneously with the beginning of the „flag-period”. The panicle, which is completely enclosed by the highest leaf-sheath, pushes itself more and more upwards within this sheath and protudes a fortnight later from the top of it. The axis below the panicle continues to grow for some time, after this, so that the panicle is finally carried some distance above the flag.

By measuring cane-stems, showing appearances of flowering in different stages of development and by plotting these in a similar way as KUYPER<sup>1)</sup> did in the case of a three months old stem of the kind 247 B the description given above may be illustrated.

KUYPER writes of the nomenclature, used by him, as follows:

„Leaf 1, is the leaf, in which the transition from blade to sheath, the joint, is still just visible.

Exteriorly to this one we find the leaves 2, 3, 4 etc. — older leaves therefore — interiorly leaf 0, 1, 2 etc., the younger ones. I furthermore consider the internode on the top of which the leaf is inserted, as belonging to that leaf; internode 1 therefore carries leaf 1”.

His representation of a three-month-old stem of 247 B he describes thus:

„In order to get a clear representation, I imagine the stemtop to be halved. As the section, so obtained, is symmetrical, one half only is pictured. We find the outermost leafsheaths at the left side, the innermost ones and the vegetation point of the stem at the right side. I choose the distances in such a way that an older internode always projects 0.5 cM outside of the next younger one. While thus the really obtained measures form the basis of the diagram in the longitudinal direction, the measures in lateral direction are exaggerated, so that the figure is stretched considerably in that direction. The projections cause the staircase shape of the diagram; at the angle of each step a leaf is inserted, which is represented by the thin vertical line erected in that point.”

Fig. 3 gives the diagram of a non-flowering, purely vegetative stemtop of the sugarcane Bandjermasin hitam. One sees that all blades of the leaves 1—6 are of approximately the same length, the same is true of

<sup>1)</sup> J. KUYPER, De groei van bladschijf, bladscheede en stengel van het suikerriet. Arch. v. d. Suikerindustrie in Ned. Indië. 23ste jrg. 1915, p. 532 and 533.

the leafsheaths. The internodes 1 and 2 are, as they are not yet grown out, much shorter than the lower ones. The mode of development of a

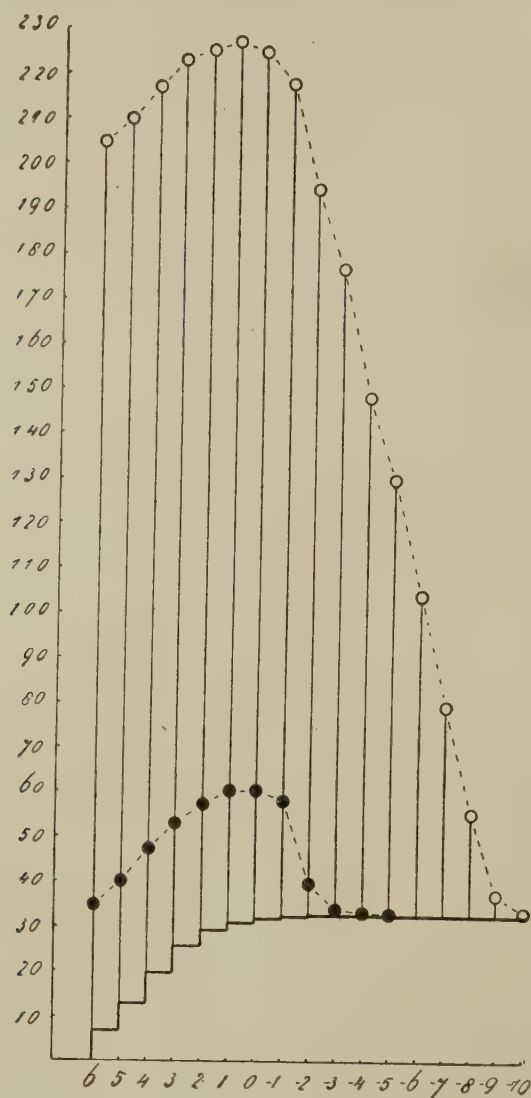


Fig. 3.

Fig. 3. Diagram of the stemtop of the sugarcane Bandjermassin hitam, showing only vegetative characters. The lengths of the leaves  $\frac{1}{20}$  natural size.

leaf proceeds in such a way, that the leafblade has almost attained full size before the sheath begins to stretch. At the leaf — 6, the length of the sheath was negligible while the blade had already a length of 72 cm.

Fig. 4 represents the top of a glagah-stem not showing any signs of flowering. The blades as well as the sheaths of the leaves 1—9 have the

same length. Leaf —2, had a sheath of 0.7 cm, a blade of 53 cm. All leaves inside of these had a sheath of measurable size; the one of leaf —7 had a length 0.3 cm and enclosed a very young panicle, 0.25 cm long. The panicle is consequently, already during its first stages of development, protected by a leafsheath of measurable length. The first stages of development of a panicle therefore can be present already within the top of a cane-stem, even if this stem shows no external signs of flowering, because all floral leaves are still enclosed, in a not adult condition within the case of leafsheaths.

Fig. 5. pictures a „boenting” stemtop of Bandjermassin hitam. The sheaths of leaves 8—4 have about equal length. From leaf 3 tot leaf 1 the length of the sheaths increases gradually, the distances between the successive leafjoints is here greater than in the case of the lower leafsheaths, notwithstanding the still extreme shortness of these. The sheath

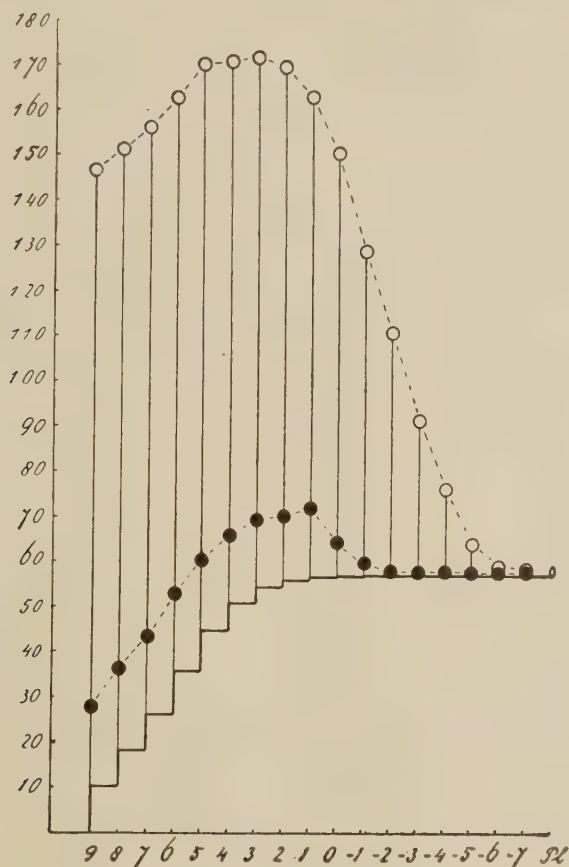


Fig. 4.

Fig. 4. Diagram of the stemtop of glagah, externally showing no indication of flowering, but in which a young inflorescence had already been formed. Pl = panicle



of leaf-2 encloses a panicle of 25 cm. In the case of a vegetative stem this sheath is still very short while it surpasses here the normal leaf-sheaths considerably in length. From leaf 5 onwards the length of the blades decreases gradually, this decrease in length therefore starts earlier than the increase in length of the leafsheaths, usually at least, not always.

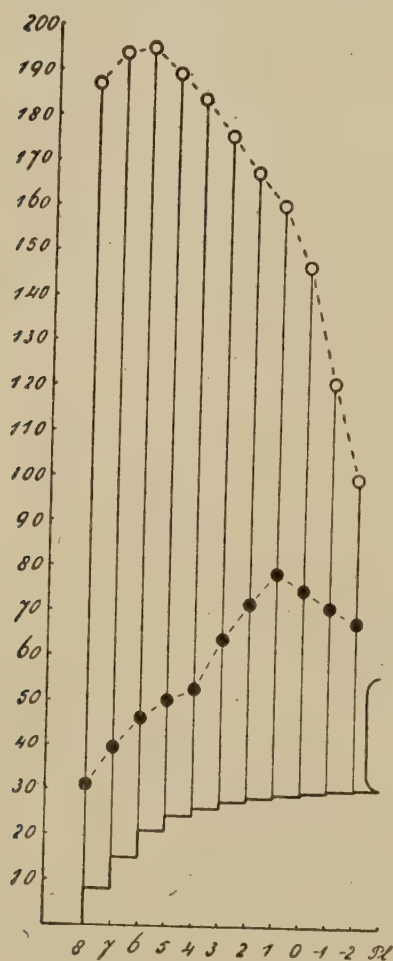


Fig. 5.

Fig. 5. A boenting-stemtop of Bandjermassin hitam. Pl = panicle

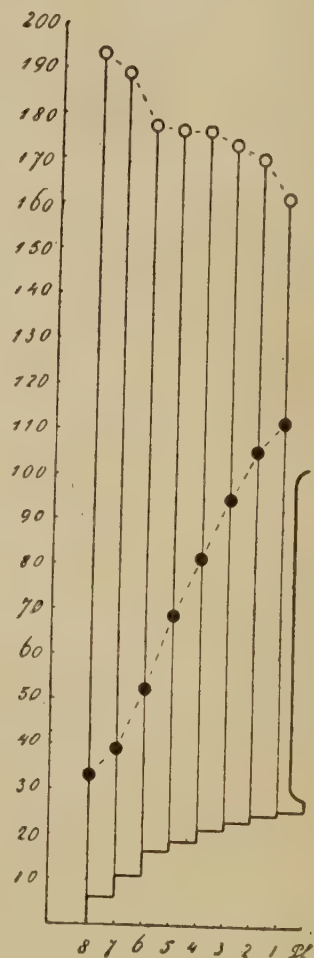


Fig. 6.

Fig. 6. A flagging stemtop of Bandjermassin hitam, Pl = panicle

Fig. 6 represents a stem of Bandjermassin during the flag-stage. The flag protrudes here entirely from the sheath of leaf 2. All sheaths and blades of the floral leaves are practically adult. The difference in the proportional length of sheath and blade between the floral leaves

and leaf 8, the last of the normal leaves, is here very evident. The leaf-sheath of leaf 1 surrounds a panicle of 75cM; the axis between the highest stem node and the axillae of the lowest lateral axes of the panicle

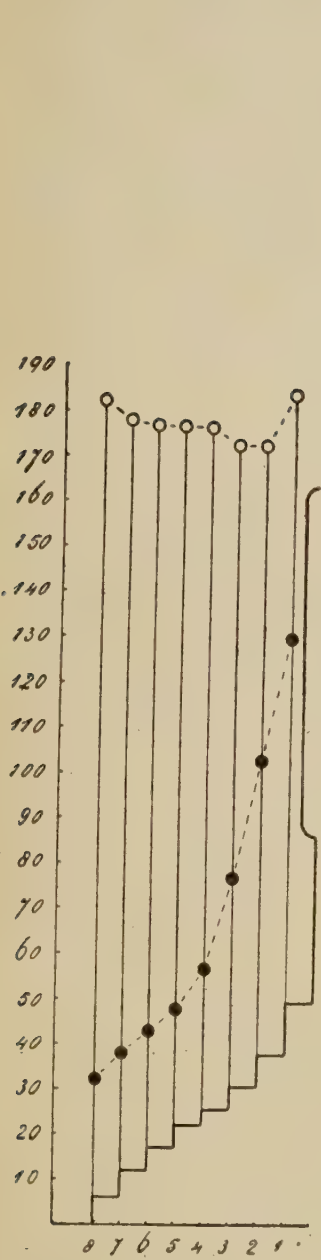


Fig. 7.

Fig. 7. A stemtop of Bandjermassin hitam, the panicle of which is beginning to appear.

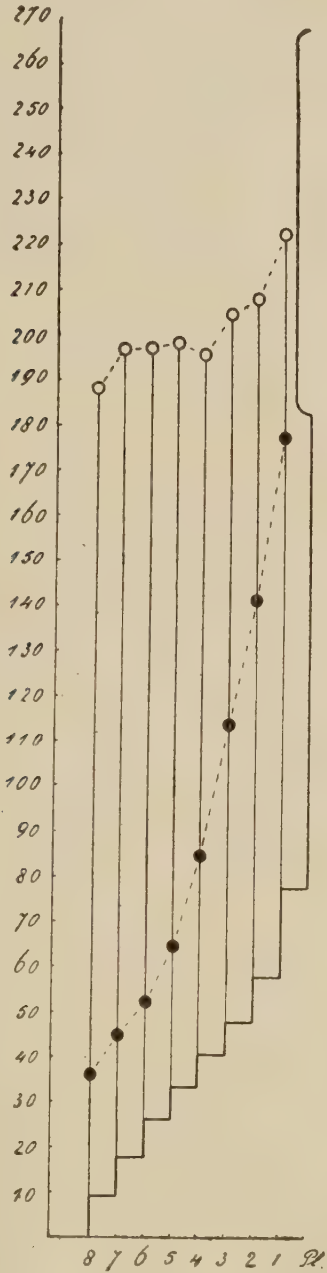


Fig. 8.

Fig. 8. A stemtop of Bandjermassin hitam, with a flowering panicle (Pl).

begins to stretch and has a length of 2 cM. The highest internodes have not yet started stretching.

Fig. 7 represents a flowerstem of Bandjermassin, the panicle of which is beginning to appear. The distances between the highest leafjoints are much greater than in the case of the stem pictured in fig. 6. The cause is the beginning of the stretching of the highest internodes: internode 1 surpasses already all lower ones in length. The panicle is now adult and surpasses the one of fig. 6 but little in length. The greatest growth of the panicle consequently does not take place during the flagstage but during the boenting-stage.

Fig. 8 represents a stem of Bandjermassin hitam in full flower. The axis below the panicle has attained considerable length and the highest internodes surpass the lower ones distinctly in length. Generally speaking, the panicle has attained a fifth or a sixth of its total length when the first signs of flowering become visible. When the stem proceeds from the boenting-stage to the flag-stage, the panicle has reached already approximately  $\frac{2}{3}$  of its final length. During this stage the lateral axes and spikelets are formed and the generative organs also. The top of the panicle preceeds the base considerably in development.

If one examines a panicle from a top, the flag of which has not yet appeared wholly above the sheath of the second leaf, one will be able to distinguish the anthers already plainly in the spikelets near the top, while there is usually as yet no sign of them in those near the base; even the glumes of these spikelets may yet be very little developed. Microtome sections of the spikelets from the top of such an inflorescence show the presence of PMC and EMC <sup>1)</sup>, but these are not yet dividing. The boenting-stage is therefore too young a stage to investigate the reduction-division.

Dividing PMC can however be found in abundance in inflorescences of stemtops which have just begun to flag, so that the division of the PMC begins at the transitionstage between boenting and flagging. Dividing PMC appear first at the top of the inflorescence; when the flowers there contain already pollengrains they can be met with in the middle of the panicle, later still at the base of it. The flowers at the top of an axis are always older than those at the base. In the case of *S. spontaneum* the peduncled spikelet of a pair is always further developed

---

<sup>1)</sup> Pollenmothercells and Embryosacmothercells.



than the sessile one. *S. officinarum* behaves reversely; both in the case of Chunnee and in that of Ruckree II the peduncled spikelets are further advanced than the sessile ones, but the difference is much less pronounced than in the case of *S. spontaneum*. It may happen in the case of *S. spontaneum* that in the pairs of spikelets close to the top of an axis the anthers of the peduncled spikelets contain pollen already, when in those of the sessile spikelets PMC can be found in diakinesis or metaphase; the anthers of the peduncled spikelets at the foot of the axis may then contain pollendiads or mothercells in metaphase, while in those of the sessile spikelets mothercells will generally still be in synapsis.

In the three anthers of one flower one may either find similar or different stages of division; it may also happen that different stages occur simultaneously in one anther; this may even happen in the different sporangia of one anther.

If one examines the anthers of fresh material under the microscope, one can very well distinguish through the wall between PMC, diads, tetrads and pollengrains. PMC still at rest, touch one another entirely still, when they have already passed to the synapsis-stage (see fig. 10. p. 121). During this stage however a central lacuna begins to form between them. As long as this lacuna is not present the stages of division required for a study of the chromosomes are certainly not yet formed; the material is too young. By putting aside a little material, during each fixation, for microscopical examination in a fresh condition, one is able to control whether the material is of the desired developmental stage or not.

As a general rule it is safe to assume, that certain stages occurring now in the peduncled spikes of the top of the panicle of *Saccharum officinarum* will reappear 6 days or so later at the base of that panicle. In the case of *Saccharum spontaneum*, a species with smaller panicles, this interval will be shortened to 4 days.

It turned out to best suit my purpose to collect panicles of *Saccharum spontaneum* 1 or 2 days after the beginning of the „flag“-stage. In the case of *Saccharum officinarum* it was better to wait until the plant „flagged“ 4 or 5 days. If one waited longer, no pollen-mothercells were dividing or only a few of them at the base of the panicle were still in division.

Spikelets in which, with the naked eye, bright yellow anthers are vi-

sible are certainly too old for cytological investigation; such anthers contain already pollengrains with the exine and intine fully formed. If such anthers are found at the top of the panicle only, right stages are certain to be found in abundance lower down.

Some indication is also given by the length of the chief-axis between the axillae of the lowest lateral axes of the panicle and the highest stem node. When this part of the axis has begun to stretch so as to have attained a length of 2—5 cm, the panicle is probably in the right stage for fixing; when this part is already 8 or 10 cm long, the inflorescence is doubtless too old.

In order to obtain suitable root-material, pieces of sugarcane were suspended in large glass dishes above water, rapped in moist filterpaper and the cover so put on, that air could enter. The number of roots formed by the root-rings above the nodes as well as the time required for their development differed greatly in the case of different kinds of sugarcane. Soft-barked *S. officinarum*-varieties formed in a few days a number of roots suitable for the purpose.

By the following characters the investigated *Saccharum*-species can be distinguished:

*Saccharum spontaneum*. Stems thin, colorless, provided with a thick wax-covering. Internodes cylindrical. No or very little sugar. Long stolons present. Leaves variable in position and width. Inflorescence small, the lower lateral axes of the first order only occasionally carrying axes of the second order. Axes long, soft hairy. Palea inferior always present in the spikelets. Lodicae ciliated

*Saccharum officinarum*. Stems thick of very diverse coloration. Thickness of the wax-covering very different in the case of different kinds. Internodes of very different shape. Sugar always present. No long stolons. Leaves variable in position and width but always broader than those of *Saccharum spontaneum*. Inflorescence large with axes of the 1st, 2d and 3d, sometimes even of the 4th order. Axes never with long hairs. Palea inferior present or absent. Lodicae nonciliated

*The British Saccharum-forms Chunnee and Ruckree II*. Habit much like *Saccharum spontaneum*. Stems thin, pale-yellow, with a thick wax-covering. Internodes cylindrical. Sugar present. Long stolons

absent. Leaves rather narrow, hanging, always provided with numerous small yellow spots. Inflorescence rather small with lateral axes of the first and second order, the latter also present higher up in the panicle, while sometimes at the base of the inflorescence axes of the 3d order occur. Axes with long soft hairs. Palea inferior present. Lodiculæ without ciliae.

The chromosome-number of five kinds of *Saccharum officinarum* was investigated, to wit of *Ardjoeno*, *Green German New Guinea*, *Fidji*, *Batjan* and *Bandjermasin hitam*. Of all these kinds JESWIET <sup>1)</sup> has given a detailed description, so that it will suffice to mention a few points derived chiefly from his descriptions.

*Teboe Ardjoeno* or *Redjoeno*. Frequently cultivated in the gardens around the houses of the Javanese. Stem green, internodes barrel-shaped. „Leafcrown” fastigate, broad-leaved. Of this kind a yellow striped budvariation is known with white stripes on the leaf-sheaths and leafblades. Very susceptible to yellow stripe disease and rootrot. Very fertile in both sexes and giving, selffertilised, plants greatly resembling the mother but not — as OSTERMANN <sup>2)</sup> thought — entirely identical with it. Many other kinds, such as *Teboe Agong* and *Teboe Soerat Bourbon* are closely related to *Ardjoeno*.

*Green German New Guinea*. Originally imported from New-Guinea. Strong, thick, bronze-green kind with very short cylindrical to almost barrel-shaped internodes. „Leafcrown” broadleaved, the older leaves drooping, the younger ones upright with drooping points. Cane-production large, sugar-production small. Frequently flowering with large inflorescences. Fertile in both sexes but the male fertility very variable. Both after selfing and crossing: many dwarfs with short internodes besides strong tall plants. According to JESWIET the following kinds are closely related to *German New Guinea*: *Sampang cane* of Madoera; *Sawoe Kroepoek* of Java; *Red*

<sup>1)</sup> J. JESWIET. Een zestal rietsoorten, die meermalen als bijmenging in 100 POJ voorkomen. Rietsoort Fidji. Arch. voor de suikerindustrie. 24 1913 p. 1325.

J. JESWIET. Zestien oorspronkelijke Rietsoorten uit den Maleischen Archipel. ibid 28 1920 p 2183.

<sup>2)</sup> F. BENECKE. Over Suikerriet uit „zaad”, Mededeelingen van het Proefstation, „Midden-Java” 1889 p 51.



and *White Ceram*; *Red* and *Yellow German New Guinea*; and *Yellow Caledonia*. In this group many vigorously growing kinds occur, with a strong root-system and little susceptibility to sereh. Besides a high male and female fertility, entire sterility occurs within the group, in extreme cases stamens as well as pistils are even absent.

*Fidji*. Stems long and thick, first yellow, later dark-red. Internodes long, cylindrical, clearly zig-zag. „Leaf crown” fastigate, sometimes with a wine-red hue. Frequently flowering, with a large inflorescence. Male and female fertile. Used with great success for crossing on Java.

*Batjan*. Occurs in two forms: one entirely green, the other a green and yellow striped budvariation with white stripes on the leaf-sheaths which may extend to the leaf-blades. Stem rather thin, internodes conical. „Leafcrown” fastigate with narrow leaves. Production of cane and sugar high. Very susceptible to sereh and yellow stripe disease. Flowers rather frequently, with small inflorescences. Pollen-quantity rather small, 50% of which only is normal. When *striped Batjan* is used as the motherplant in a cross, entirely white seedlings may be formed, which die soon. The cause of this is the occasional presence of white sectors without any chlorophyll in the inflorescence. Much used for crossing, because its seedlings also give a large production of cane and sugar.

*Bandjermasin hitam*. Stems dark brown-red, with a distinct wax-covering. Internodes rather short, cylindrical to barrel-shaped. Leaves broad, drooping. Production of much cane and rather much sugar. Susceptible to sereh, yellow stripe-disease and rootrot. Flowers frequently with large inflorescences. Female fertility good, male fertility poor. About one half of the anthers opens and gives a small quantity of pollen, 50% of which only is normal. The plant can be used without castration as female plant in crossing as self-fertilisation then occurs but sporadically.

Closely related to this kind are, among others: *Black Cheribon*, *Black Borneo*, *Soerat Banteng* and *Soerat Bali*. All these kinds have a low male fertility or are entirely sterile in that sex, the anthers remaining closed. Of *black Cheribon*, which had been investigated cytologically by FRANCK sub nomine: *Red Egyptian cane*, and of which he determined the diploid chromosomenumber as 28, the

somatic chromosomenumber only could be determined, as this cane has not flowered at Pasoeroean during the last two years. *Black Cheribon*. Stems rather thick, dark-violet, with a bluish wax-covering. Internodes cylindrical. „Leafcrown” broad, fanshaped, drooping. High cane- and sugarproduction. Flowers frequently, with large inflorescence. Male entirely sterile, the anthers remaining closed and frequently being dry and shrivelled. *Black Cheribon* is cultivated in many sugar-growing countries and was sent from Tucuman in the Argentine to the experiment-station at Pasoeroean under the names: no. 6 *Morada Tucuman*, No. 55 of *Bresil* and no. 58 of *Bresil*; of Louisiana this kind was received as *Louisiana purple*, while it is also much cultivated in Egypt.

The fixation of the material always took place in the morning, usually between 7 and 9. As fixation of the flowers is impossible in the field, promising canes had always to be transported to the laboratory. For this purpose they were cut close to the ground, placed in a bamboo-lid filled with water and as rapidly as possible brought into the laboratory, thus practically excluding the possibility of loss of water by the inflorescence.

In the laboratory the inflorescence was deprived of its protecting leaf-sheaths; subsequently some lateral axes were taken at various heights from it and put into glass tubes containing the fixing fluid, always taking care that the fluid surpassed in volume many times that of the material to be fixed. Immediately after, the tubes were put under the air-pump, so that the air was removed from the chaff and from the tissues.

The following fixing-agents were tried.

1°. A mixture of three parts of absolute alcohol and one part of acetic acid after Carnoy <sup>1)</sup>).

2°. A mixture of 6 parts of absolute alcohol, 3 parts of chloroform and one part of acetic acid after Carnoy <sup>2)</sup>).

3°. A mixture of 2 grams of zinkchloride, 2 cM<sup>3</sup> of acetic acid and 100 cM<sup>3</sup> of 80% alcohol after Juel, modified by STRASSBURGER.

4°. Flemming's fixing fluid in weak solution after CHAMBERLAIN. <sup>4)</sup>

---

<sup>1)</sup> E. STRASSBURGER. Das Botanische Praktikum. 5te Auflage. 1913 p. 71.

<sup>2)</sup> — — ibid. p. 64

<sup>3)</sup> — — ibid. p. 70.

<sup>4)</sup> CH. J. CHAMBERLAIN. Methods in Plant Histology. Third revised edition 1915.

Of these, alcohol acetic- acid gave the best results. JUEL's fluid and the alcohol-chloroform-acetic acid mixture made the plasma shrink so considerably that these fluids were useless.

The Flemming-material also was less well fixed than the alcohol-acetic material while the staining by means of haematoxyline was better in the latter case also, so that finally this fixing fluid was selected and all the material investigated thus fixed. Some kinds gave always good fixations, while others always gave less good ones. The fixation of the nuclei however was always satisfactory.

As it was undesirable to cut whole spikelets in the microtome because the outer glumes are rather hard and possess, so as the top of the third glume, many hairs containing silica, the spikelets were deprived of their glumes, while in a dish with alcohol, under a binocular microscope. During this manipulation flowers for further investigation, probably containing pollen-mothercells in the desired division-stages, were selected. This can be done by taking anthers from the sessile or pedicelled spikelets situated close below the top and others from the base of the flowering anthers and by examining these subsequently in a drop of water under the microscope. This is feasible because in the fixed material also, through the wall of the anthers, the pollenmothercells and pollengrains can clearly be seen. A little pressure on the coverglass often suffices to expel part of the pollen-mothercells from the anthers in which case the chromosomes can be distinguished, as bodies strongly refracting the light, in the as yet unstained cells; even diakinesis-stages and metaphases can then clearly be seen. If the spikelets close to the top of a flowering axis contain pollen-mothercells or tetrads, while those at the base of the axis contain pollen-mothercells, in which chromosomes are as yet undistinguishable, it is almost certain, that the desired stages occur in the spikelets between the two, so that in choosing these for further investigation, series of flowers are obtained in which all stages of karyokinesis occur from synapsis or spirems to homotypical divisions inclusive. A great disadvantage of Flemming-fixed material, is the impossibility to determine the kind of division stages present in the flowers on account of the blackening of all tissues, so that many flowers are put aside for further investigation which are useless for our purpose.

The flowers, selected in the way just described, were carried into



paraffine in the usual way. Before the pieces of paraffine, containing the flowers, had cooled completely in water, but after they had become just sufficiently hard to be cut with a knife, they were taken out of the water and so trimmed that they could be cut by the microtome.

This was done, because it was noticed that completely cooled paraffine frequently possessed internal bursts, because the outer layer only had crystallised regularly and minutely. By removing all superfluous paraffine before the cooling had completed, this disadvantage was entirely overcome.

The paraffine used had a melting point of  $75^{\circ}\text{C}$ . and allowed the cutting of sections 20 mikron thick at a temperature of about  $28^{\circ}\text{C}$ . in the laboratory.

For the cutting of roottips a paraffine was used, a little harder than the former one and consequently allowing the cutting of thinner sections; yet this paraffine had a meltingpoint of but  $56^{\circ}\text{C}$ , showing that paraffine of different sources can have very different properties.

The „Rocking-microtome” of the firm C. VAN DER STADT AND CY. in Amsterdam was used all through the work and gave every satisfaction for these small objects. I began by cutting the flowers into sections of 7—12 mikron thickness, but later on increased the thickness to 18—20 mikrons as the thin sections cut through the nuclei, the diameter of which varies from 12 to 18 mikron also, while whole nuclei are required for a reliable count of the chromosomes. The high temperature in the laboratory allowed the cutting of such thick sections as a rule. Early in the morning however the temperature occasionally was so low that the sections did not stick together so that no paraffine-ribbons could be obtained; in such cases the paraffine containing the objects to be cut was previously gently heated. Cross- and longitudinal sections were made of the flowers.

*Saccharum*-roots are rather hard, because, as is usual among *Gramineaceae*, the outer wall of the dermatogen is thickened. As a consequence they allow sections of a thickness of 7—10 mikron only, which sufficed, as metaphases of karyokinesis only were required for my purpose.

The stain used was HEIDENHAIN'S Iron-haematoxyline. Its solution could be kept a short time only at the tropical temperature and sometimes was spoiled very rapidly. It was therefore always used in a rather fresh condition and frequently changed. Solutions a week old, already

gave good results so that the maxim „the older the better”<sup>1)</sup> does not apply to Iron-haematoxyline solutions in the tropics.

In a good preparation the chromosomes and nucleoli should be blue-black, while all other parts should be unstained. After some trials, a large number of preparations were obtained in this condition.

Besides the haematoxyline-stain, saffranine-staining was given a trial, but gave no satisfactory results, possibly because the stain was to quickly removed from the chromosomes at the high temperature in the laboratory.

The count of the chromosomes was always done under a homogene immersion  $\frac{1}{12}$ <sup>th</sup>, num. apert. 1.3 or under the apochromatic homog. immers 1.5 mM. num. apert. 1.3 of ZEISS, these objectives being combined with the compensation-ocular 12. The karyokinetic-figures selected for the chromosome-counts have always been drawn as exactly as possible by means of the drawing-apparatus of ABBE. Subsequently the drawing was carefully compared with the microscopical image and, whenever necessary, corrected.

Figures for reproduction also were drawn by the aid of the ABBE-apparatus. With few exceptions the apochromat 1.5 mM combined with the compensation-ocular 12 was used for this purpose. The drawingpaper was then lying on the laboratory-table so that the enlargement of the drawing surpassed that of the microscopical image. This had the advantage that the shape of the very small chromosomes could better be reproduced than in a drawing on a smaller scale. For reproduction the drawings were reduced to  $\frac{2}{3}$ <sup>d</sup> of the drawn size, the enlargement now being practically the same as that of the microscopical image. Chromosomes visible at a high adjustment are drawn dark, while those visible at a lower adjustment are reproduced in a lighter shade.

A large white screen placed in the sun, outside of the window served as the source of light. In Pasoeroean one is pretty sure to have a cloudless sky during all of the morning hours. The screen threw a stronger light on the mirror of the microscope than gas-glowlight, the heat of which moreover was unbearable at the tropical temperature.

---

<sup>1)</sup> T. J. STOMPS. Kerndeeling en Synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Dissertatie 1910, p. 26.

## CHAPTER II

## THE INVESTIGATION OF THE CHROMOSOME-NUMBER

§ 1. *The prophase of the division of the pollen-mothercells*

We have seen in the former chapter already, that a chromosome-count in somatic cells is rather unsatisfactory, while the reduction-division of the pollenmothercells is very suitable for our purpose. Consequently we shall give an account of the karyokinesis in the last mentioned cells only. We shall refer very shortly only to the youngest stages of karyokinesis, as a detailed description of these is outside of the purpose of the investigation. Moreover the karyokinetic-figures are in this stage so complicated and of so minute a structure that it is impos-

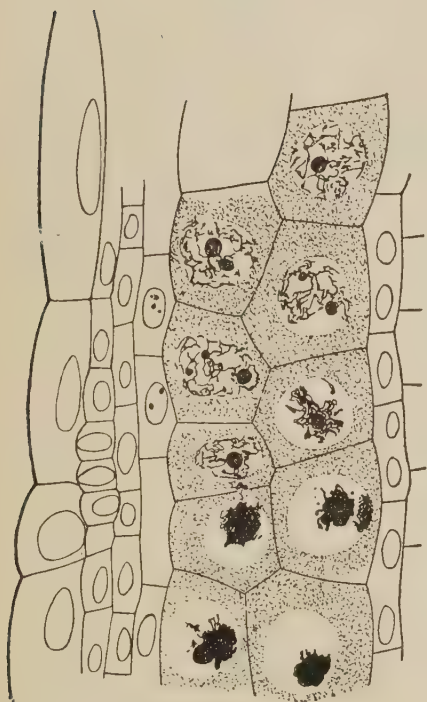


Fig. 9.

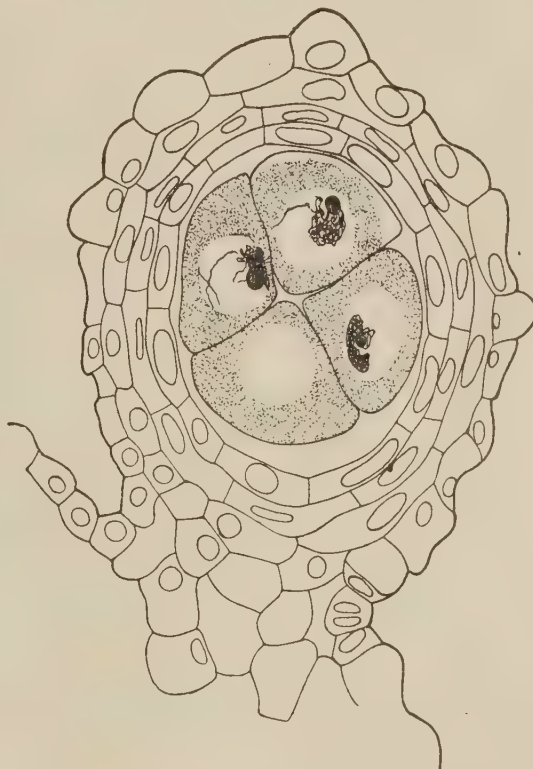


Fig. 10.

Fig. 9. Part of a longitudinal section of a mikrosporangium of *Saccharum officinarum* var. *Green German Guinea*, the PMC. proceeding to synapsis  $\times 900$ .

Fig. 10. Crosssection of a mikrosporangium of the same kind of cane with the PMC. in synapsis.



sible to come to a definite opinion. As long as the PMC are still quiescent or are just proceeding to synapsis, one sees them, in longitudinal sections of the mikrosporangia, arranged in two long rows, fitting closely into one another and surrounded by tapetumcells (fig. 9); on cross-sections of the anthers one sees 3—5 PMC at the same time, surrounded by a ring of tapetum-cells. It is therefore evident that the tapetum surrounds the PMC in such a way that each of these cells touches the tapetum with one of its sides. This remains so during the highest contraction-stage of the synapsis-skein, during which this is adpressed to the nucleolus or even surrounds it.

Subsequent to this stage, a central lacuna arises between the PMC, which, on crosssection, are arranged in a ring, surrounded by a layer of tapetumcells. This arrangement is pictured in fig. 11, where the PMC however are already in a later division-stage.

Very delicate chromatme-threads now begin to emerge from the sy-

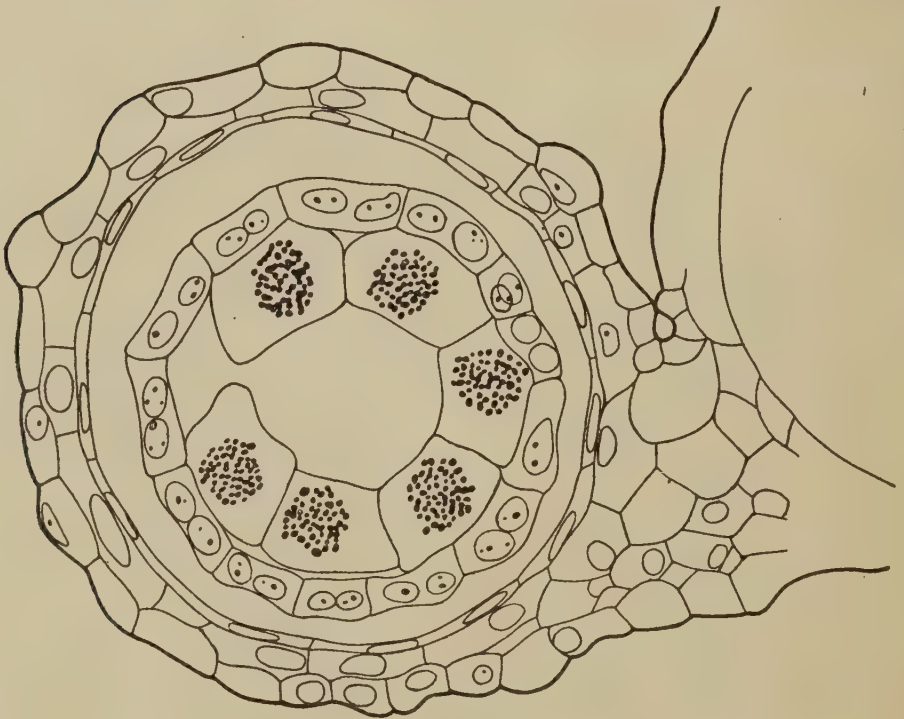


Fig. 11.

Fig. 11. Crosssection of a mikrosporangium of *Saccharum spontaneum* with PMC in metaphase  $\times 900$ .

napsis-skein. The skein itself now gets looser and looser and changes

into a spireme of long, thin, segmented threads, which lie, strongly bended, chiefly adpressed to the wall of the nucleus, some of which however always lie across the nucleus. I could not succeed in the making of a satisfactory drawing of these very complicated spiremes.

In the next stage — the diakinesis — the threads are shortened and arranged in pairs. How this pairing took place, could not be determined. At the beginning the threads of a pair, each of which represents a chromosome, are still so long and frequently so bended, that a count of the pairs is impossible as these are in part still forming an insoluble mess. Gradually the chromosomes of each pair or geminus shorten more and more and arrange themselves closer together. This shortening-process goes so far that finally the gemini appear as small clumps to the observer, which are but little longer than broad, while the majority of them still shows their double nature. In favorable cases these gemini can be counted with approximate exactness. Diakinesis-nuclei in which all chromatine-elements are clearly bivalent are rather rare. For this purpose the shortening of the chromosomes should not have proceeded too far and must have taken place in the different gemini pretty nearly simultaneously. This happens but rarely; usually some gemini have shortened already too much, while others are still too long, which makes the count difficult.

## § 2. *The chromosome-number of Saccharum spontaneum L.*

The diakinesis-nuclei of *Saccharum spontaneum* (glagah) show an unusual large number of gemini; to wit 56. These gemini arrange themselves very regularly in the aequatorial plane while subsequently in the anaphase the two chromosome-groups proceed regularly towards the poles. During the homotypical division also 56 chromosomes are, be it with difficulty, distinguishable in the two nuclear plates. By the aid of figures, this will now be elucidated.

Fig. 12 gives a picture of a diakinesis-nucleus of *S. spontaneum*. In this nucleus the shortening of the gemini has taken place very regularly. All chromosome-elements clearly show their double origin. The gemini here have the shape of a X, an O or a V. We shall see later on that the same geminus-shapes are met with in *S. officinarum*. Many investigators have observed similar shapes in the case of other plants.

In the figure the gemini visible at high adjustment are drawn black, those appearing at medium adjustment dark-grey, while those at the lowest level are drawn light-grey. Nearly all are adpressed to the nuclear

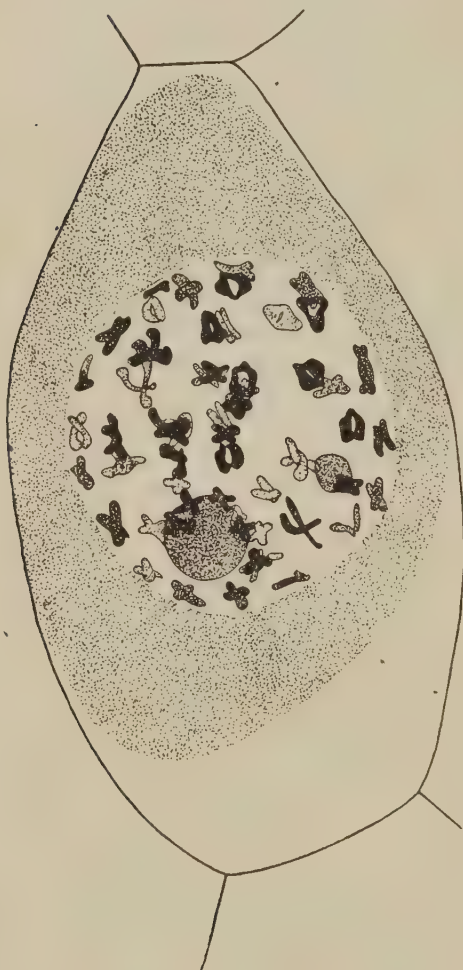


Fig. 12.

Fig. 12. Pollenmothercell of *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Troeno) in diakinesis  $\times 2300$ .

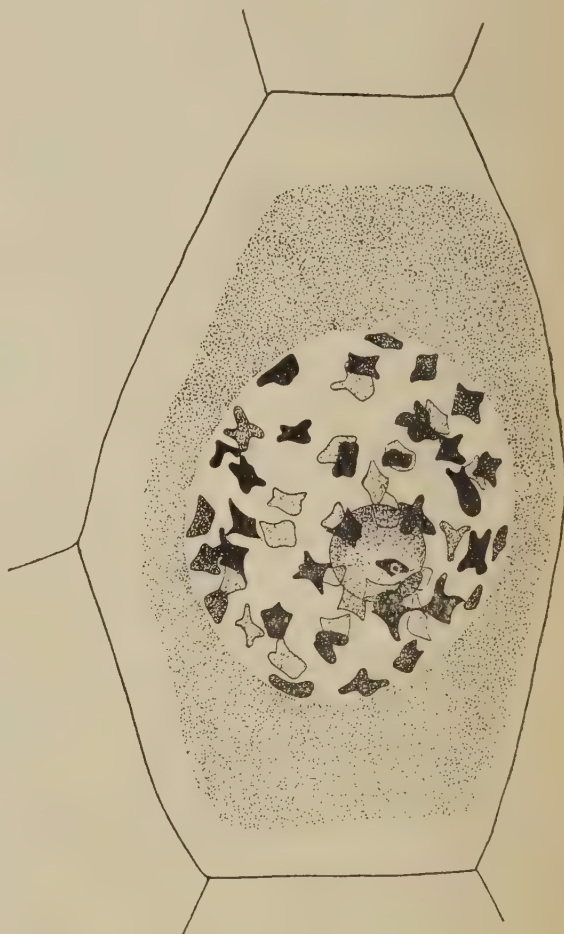


Fig. 13.

Fig. 13. idem at the end of diakinesis  $\times 2300$ .

wall, as the drawing shows plainly. One sees that some gemini cover others almost completely; still all can be observed separately as they become visible at subsequent adjustments. In the picture two nucleoli are visible, one rather large, the other small; usually but one large nucleolus is present. The nucleolus can cause difficulty in counting, as occasionally chromosomes are so closely adpressed to it, that they appear as excrescences



of this body; they can also be entirely covered by the nucleolus, thus becoming invisible. In fig. 12 this is probably not the case. The pictured nucleus shows 56 gemini. The case just described however is an exception and is to be considered as a transitional stage of very short duration which usually proceeds less regularly. The end-stage of diakinesis is frequently met with in our preparations, e. g. the stage in which the chromosomes which have formed the gemini are closely adpressed to one another (fig. 13). Many gemini show by their cross-shape plainly their double nature, but in the case of many others, especially in that of those which one observes from their narrow side, and which occur in the picture at the side of the nucleus, the bivalent nature is not clearly discernable. The same situation is shown by the two chromosomes which are adpressed to the lower edge of the nucleolus and simulate excrescences of this body. Here also one sees, that nearly all chromosomes are adpressed to the unclear wall, but that a few chromosomes, near the nucleolus, make an exception. The latter occurs frequently. In this nucleus the number of chromosomes again was 56, while it was probable that all were bivalent, though this condition could not be shown in all of them.

After diakinesis the nuclear wall disappears, the chromosomes arrange themselves in a heap, from which kinoplasmatic threads radiate into different directions, which together form a multipolar spindle. This stage was rather frequently observed, but never occurs in multitude simultaneously, which shows that it passes quickly. From the multipolar spindle a bipolar one arises, the gemini arrange themselves in the aequatorial plane. So the metaphase of the heterotype-division is reached. Observed from the side, the spindle threads can clearly be seen, but their connection with the gemini can but rarely be observed.

The metaphase of *Saccharum spontaneum* is especially well fitted to count the chromosomes. It occurs frequently in the preparations and frequently simultaneously also, which shows that this stage lasts rather a long time <sup>1)</sup>. In nuclear plates, viewed from one of the poles, nearly all gemini can be seen simultaneously, they are then round or angular

---

<sup>1)</sup> Fig. 11 shows a crosssection of a part of an anther of *Glagah Kepandjen*; here one sees 6 aequatorial plates simultaneously. To investigate metaphases cross-sections are best, because more nuclear plates occur perpendicular than parallel to the longitudinal axis of the anther. To study the diakinesis-stage longitudinal sections however are preferable.

in shape, about isodiametric und rather different in size. Here also their bivalent nature is hard to observe. Still, much depends on the individual of *glagah* under observation. Some individuals show the gemini clearly apart, others close together, in some they are more exactly situated in one plane than in others. In nuclei, viewed from the side, (fig. 14) the gemini are more or less diamondshaped, they are very short; the two chromosomes forming them can not be distinguished. It will be seen however, that univalent chromosomes differ distinctly in shape from the bivalent ones. Moreover these are frequently not lying exactly in the acqutatorial plate, which is always the case with the gemini of *Saccharum spontaneum*. Counts of gemini are absolutely impossible in nuclear plates viewed from the side because those situated in the higher plane cover the others too much.

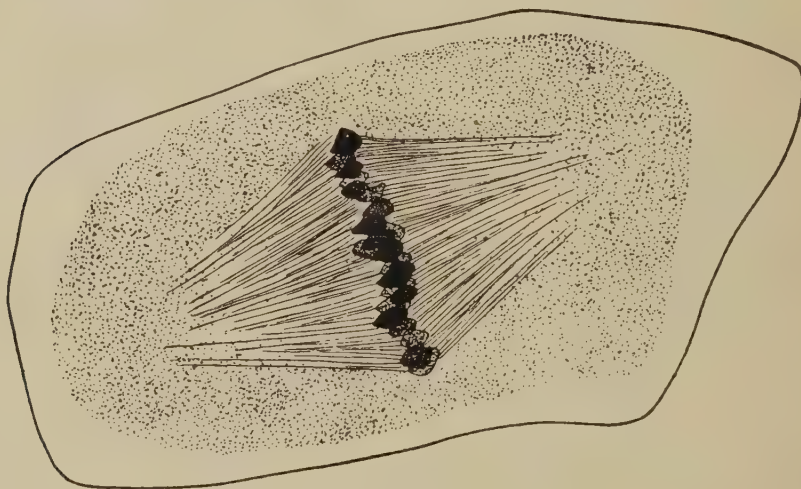


Fig. 14.

Fig. 14. Metaphase of the heterotype-division in side view of *Saccharum spontaneum*  $\times 2300$ .

Of four kinds of *Saccharum spontaneum*, showing distinct differences in habit, as well as in breadth of the leaves, in thickness of the stem, in shape and hoariness of the eye, and in shape and hoariness of the glumae, the chromosomenumber was investigated.

By far the most beautiful nuclear plates were shown by a form collected near the desa (village) Kepandjen near Malang; this form has very narrow leaves and thin stems. Fig. 15 represents a nuclear plate of this form, clearly showing the presence of 56 chromosomes. Of 26 other nuclear plates, 24 gave doubtless 56 as the chromosome-number,

once it was doubtful whether 55 or 56 chromosomes were present and once 57 were counted, but in this case the anaphase had probably begun already.

In the case of a strong, broad-leaved form, collected on the sugar-plantation Djatiroto, 12 times 56 was found, two times I hesitated between 55 and 56 and once between 56 and 57.

In the case of *Glagah alas Kletak III*, a form from the Tenger-mountains, the chromosomes of which lie much closer to one another in the nuclear plates, while the diameter of the plate moreover is smaller, three times 56, twice 57 and once 55 was found, so that in this case also 56 was probably the correct number.

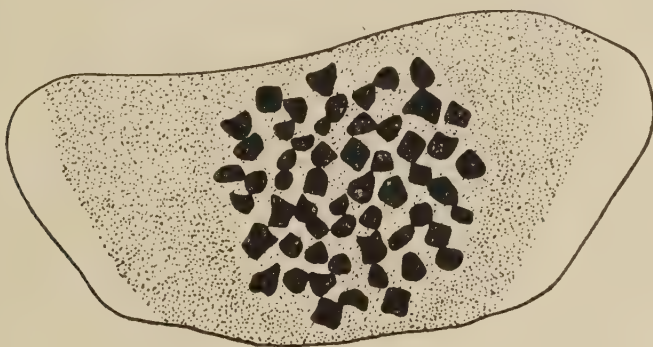


Fig. 15.

Fig. 15. Metaphase of the heterotype division in *Saccharum spontaneum* (*Glagah Kepandjen*) viewed from one of the poles  $\times 2300$ .

*Glagah alas* Troeno of the Ardjoeno-mountain, of which the two diakinesis-figures pictured in fig. 12 and 13, show 56 chromosomes, revealed 4 times in metaphase the presence of 56, twice of 55 chromosomes, while twice again I hesitated between 55 and 56.

Doubtless therefore the haploid chromosome-number of *Saccharum spontaneum* is 56.

In the next division stage — the anaphase — the chromosomes of the gemini have separated and proceed towards the poles. The number of anaphases is always rather small in the preparations, showing that the chromosomes reach the poles quickly.

Very rarely chromosomes lagging behind are seen. Fig. 16 shows an anaphase seen from the side. In this cell the longitudinal splitting of the chromosomes, usually preparing the homotype division already during the anaphase of the heterotype one, could not be observed.



In fig. 17 an anaphase is pictured, viewed from one of the poles. The two chromosomeplates were met with in the same section, lying somewhat obliquely, but both could well be focussed. In each of them 56



Fig. 16.

Fig. 16. Anaphase of the heterotype division of *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Troeno), viewed from the side  $\times 2300$ .

chromosomes could with certainty be counted, all had approached the poles up to nearly the same level, so that there could be no question of chromosomes having lagged behind.

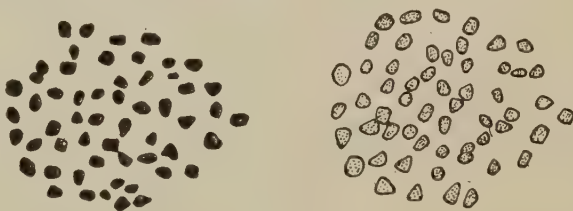


Fig. 17.

Fig. 17. Anaphase of the heterotype division of *Saccharum spontaneum* (Glagah Kepandjen)  $\times 2300$ .

That in this stage 56 chromosomes were found, clearly shows that really 56 gemini are formed in the PMC. If, between the 56 chromosome-elements in the nuclear plate, univalent chromosomes had been present, these would — as will be presently seen — behave in such a way, that one would reach other results in the anaphase.

The chromosomes having reached the poles in telephase, form there a dense mass, in which they can not be observed separately (see fig. 45 p. 144, referring to sugarcane). Subsequently the daughternuclei are formed, the separating cell wall developed and the daughternuclei enter into the resting stage.

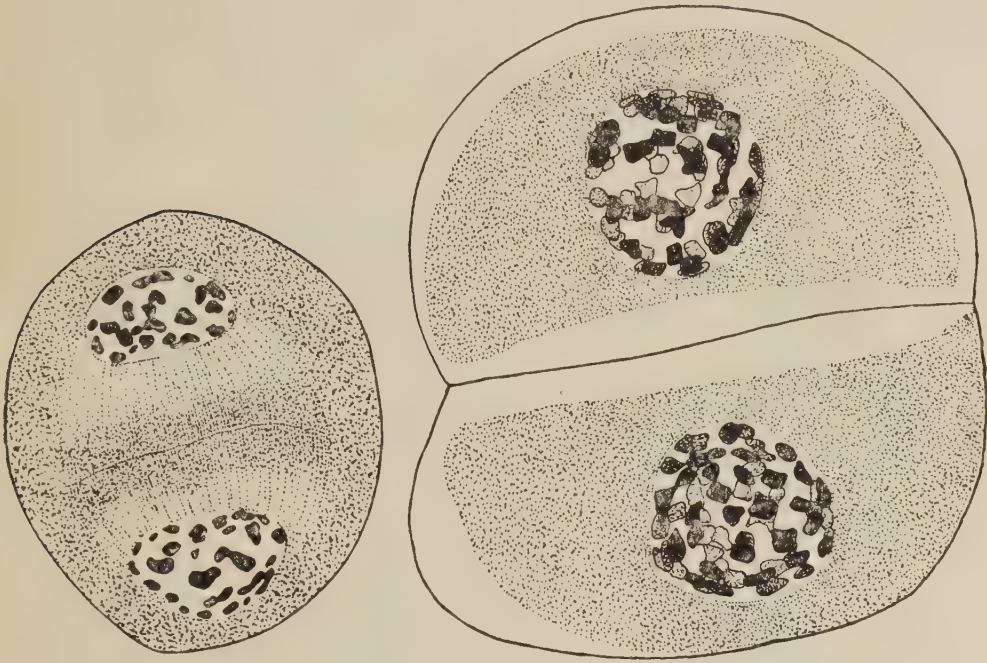


Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 18. Formation of the separation-wall in a diad of *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Djatiroto)  $\times 1750$ .

Fig. 19. Pollen-dyad of *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Djatiroto)  $\times 2300$ .

The formation of a cellwall during interkinesis is characteristic for monocotyledons; among dicotyledons cellwalls are laid down during the formation of the tetrad. The diad is seen in fig. 19; in the two nuclei chromosomes are clearly discernable some of them in the shape of a cross, which shape arises after the chromosomes have begun the longitudinal splitting to be completed during the homotype division. It is impossible to count the chromosomes exactly during this stage as too many hide others from view.

In the homotype division the nuclear spindles usually are arranged with their longitudinal axes pretty nearly parallel to one another or so that they cross another rectangularly, rarely under another angle. In

fig. 20 one sees the two nuclear plates viewed from the poles, the chromosomes are almost isodiametric. They are smaller than the gemini, are pretty close together and but rarely can be counted with certainty. In this case both plates clearly revealed the presence of 56 chromosomes. Fig. 21 shows the case that the axes of the nuclear spindles cross one another rectangularly. Consequently the one plate is seen in side-view, and shows the chromosomes as short, somewhat laced, bodies. In the other plate, viewed from one of the poles, 57 chromosomes are present, probably due to the fact that one of them has already split longitudinally.

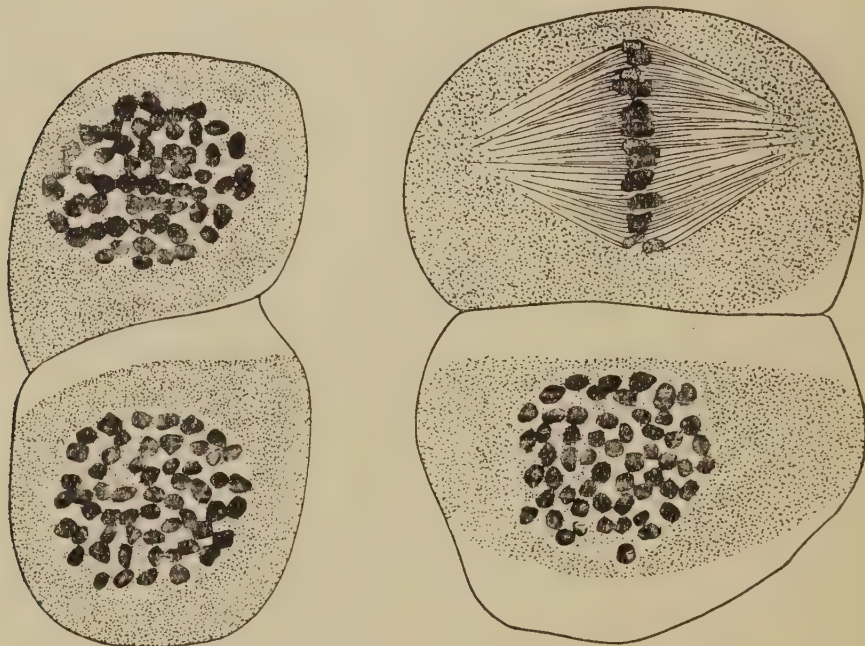


Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 20. Metaphase of the homotypic division of *Saccharum spontaneum* (*Glagah alas Djatiroto*). Both nuclear plates viewed from the poles  $\times 2300$ .

Fig. 21. Idem, one plate viewed from above, the other from the side  $\times 2300$ .

Fig. 22 shows the anaphase of the homotype division; the exact number of chromosomes could not be determined as they cover one another too much. The drawing was made to show that, here also, there is no question of chromosomes lagging behind.

The origin of the tetrad, during which process the cellwalls are formed, and the chromosomes are visible in the 4 nuclei, is pictured in fig. 23, while fig. 24 shows us the tetrad upon completion. Young pollen-



grains, shortly after the splitting apart of the tetrad are seen in fig. 25.

The figures give pictures of normal, generally occurring, division-stages of PMC of *Saccharum spontaneum*. Divisions proceeding in an-

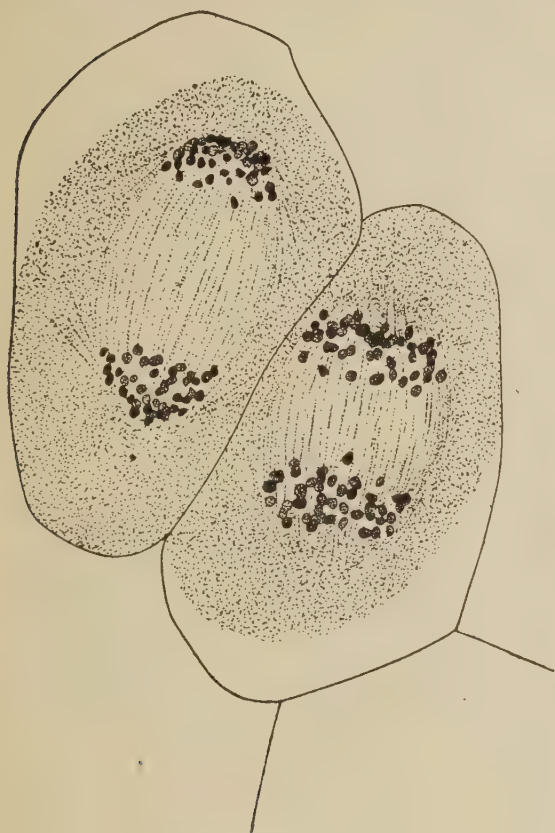


Fig. 22.

Fig. 22. Anaphase of the homotype division of *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Djatiroto) viewed from the side  $\times 2300$ .



Fig. 23.

Fig. 23. Formation of the cellwalls in a pollen-tetrad of the same plant  $\times 1750$ .

other way did not occur in the forms investigated of this species. But very rarely slight division-irregularities were met with.

The results obtained consequently were:

1. *Saccharum spontaneum* has a perfectly normal reduction-division.
  2. During the prophase of this division 56 pairs of chromosomes are formed.
  3. In the nuclear plates of the homotype division 56 chromosomes are present.
  4. Consequently the nuclei of the pollengrains obtain 56 chromosomes.
- In nuclear plates of the vegetative cell division in root-tips the deter-

mination of the chromosome-number was impossible, because the somatic chromosomes are thin, long and bended and overlap one another, thus giving a very indistinct picture.

§ 3. *The chromosome-number of Saccharum officinarum L.*

Comparison of the nuclei of PMC of *S. officinarum* with those of *S. spontaneum* shows at once, that during diakinesis those of sugarcane

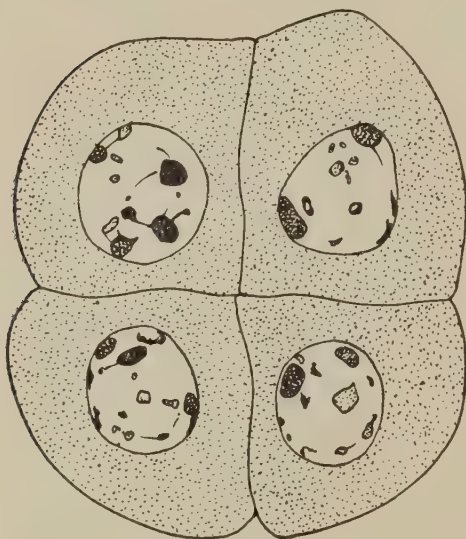


Fig. 24.

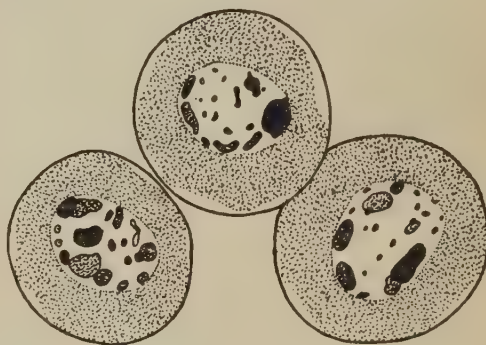


Fig. 25.

Fig. 24. Pollentetrad of *Saccharum spontaneum* (Glagah alas Djatiroto)  $\times 1750$ .

Fig. 25. Young pollengrains of the same plant  $\times 1750$ .

are distinctly smaller than those of glagah and that the number of gemini is smaller also. In the different varieties of sugarcane investigated the haploid chromosomenumber turned out to be 40. As a consequence of irregularities during the reduction division other numbers however are frequently found, deviating from 40. There exist varieties in which perfectly regular reduction-division of the PMC is always accompanied by irregular ones, in other varieties the division is always irregular. *Ardjoeno-cane*, in which regular as well as irregular division occurs, shows distinct division-figures. *Green German New Guinea-cane* also gives very clear karyokinetic figures, but they always are of an irregular nature, so that the irregularity is much more apparent than in the case of *Ardjoeno*. We shall therefore first deal with the regular divisions of *Ardjoeno*, subsequently with the irregular ones of *G. G. N. G.* and

after that with the reduction division of *Fidji*, *Batjan* and *Bandjermasin hitam*. Finally a case of division of PMC will be described, in which one can no longer with propriety speak of a reduction division.

*The regular reduction division of the PMC of Ardjoeno-cane.*

When the division of the PMC in this cane proceeds normally, 40 chromatine-elements are present during diakinesis. The figures 26 and 27 represent nuclei of this type. One sees that both nuclei are distinctly smaller than those of glagah, compare f. i. fig. 12 and 13.

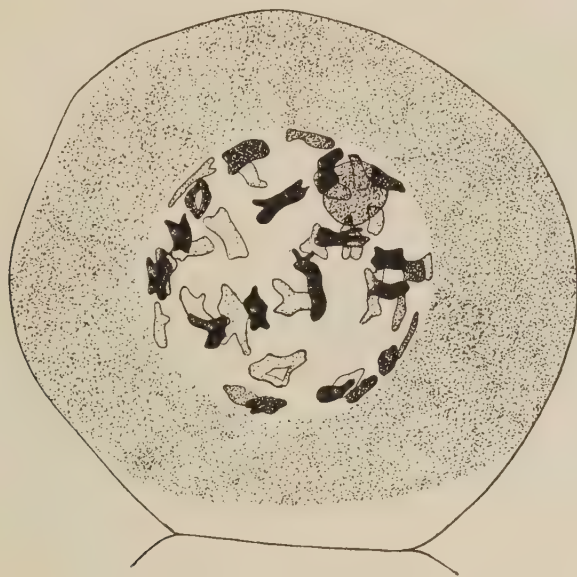


Fig. 26.

Fig. 26. Diakinesis of *Ardjoeno*  $\times$  2300.

In fig. 26 the bivalent nature of many chromosomes is clearly seen, not in all of them however, especially not in some which are pictured close to the side of the nucleus. As in the case of glagah the nucleolus of sugarcane can hide one or more chromosomes. In this nucleus the nucleolus also provides difficulties; in the drawing three chromosomes overlapping one another are drawn slightly below this body, while the nucleolus covers 3 chromosomes, all of which however are discernable. In fig. 27 the bivalent nature of pretty nearly all the chromosomes is observable; below the nucleolus a chromosome is situated which is but partly visible. Far to the left, a little below the middle of the figure a bivalent chromosome lying in a high level covers one on a lower level



in such a way that its bivalent nature can not be seen in the drawing; under the microscope its bivalency however could clearly be made out.

On looking at the nuclear plates of *Ardjoeno* from the side, it becomes apparant that the chromosomes are less regularly situated in one plane than those of *glagah*. The gemini are in part very short and diamond-shaped, in part somewhat longer and laced. The latter cases

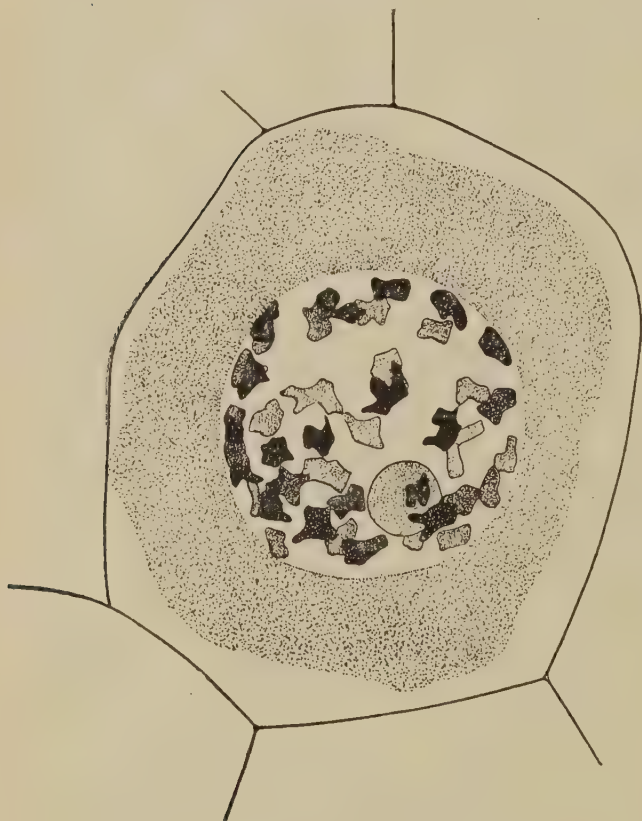


fig. 27.

Fig. 27. Diakinesis of *Ardjoeno*  $\times$  2300.

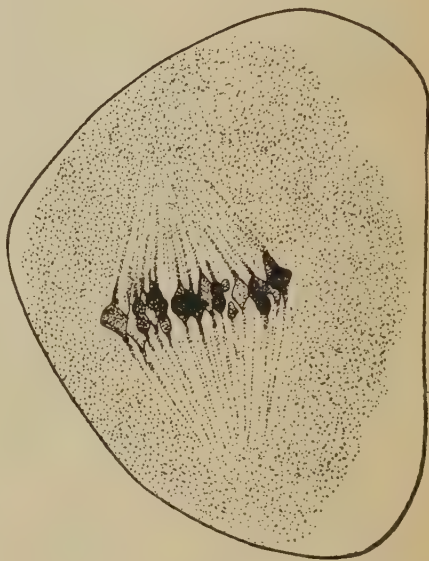


Fig. 28.

Fig. 28. Metaphase of the heterotype division of *Ardjoeno* viewed from the side  $\times$  2300.

show a stage when the chromosomes begin to part. Nearly always this has even happened already in the case of some of the gemini. Fig. 28 gives a picture of such a nuclear plate. In this case also an accurate count was impossible.

As a consequence of the fact that the gemini in the nuclear plate do not liberate the constituting chromosomes simultaneously, it is impossible to find nuclear plates in polar view in which the chromosomes are

so regularly arranged as in the *glagah*-plates. This makes the count more difficult. The difficulty is to distinguish between gemini and chromosomes already in the first-stage of anaphase. Of the latter, one sees, of course two, lying one above the other, when observed from one of the poles, while focussing at two different levels. As of such a pair, the one chromosome is sometimes shifted a little in regard to the other, it may happen that one such a geminus is counted for two. Fig. 29 pictures a nuclear plate which doubtless contains 40 chromosomes, all visible at the same adjustment of the microscope, although some a little cloudy.



Fig. 29.

Fig. 29. Metaphase of the heterotype division of *Ardjoeno* (regular division) viewed from one of the poles  $\times 2300$ .

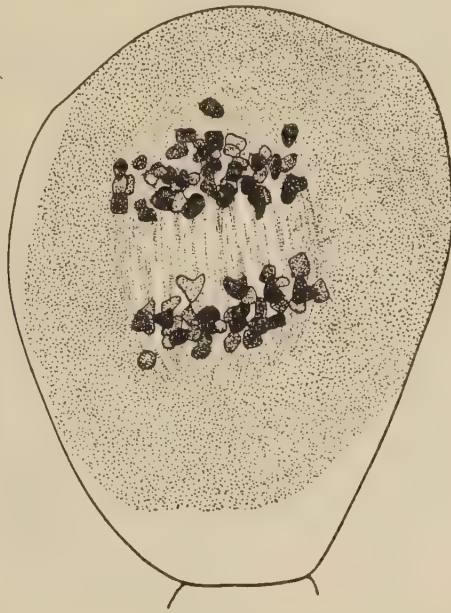


Fig. 30.

Fig. 30. Anaphase of the heterotype division of *Ardjoeno* (regular division) viewed from the side  $\times 2300$ .

In this case also some, particularly the smallest ones, were already in the first stage of anaphase. As during anaphase the one chromosome always covered the other, the upper one alone could be drawn.

In 21 counts of metaphase the number found was 40; once I hesitated between 39 and 40, twice between 40 and 41.

Fig. 30 pictures an anaphase viewed from the side; in as much as some chromosomes covered the others, not all could be drawn. One

sees however, that here the chromosomes proceed regularly towards the poles, none lagging behind.

Fig. 31 and 32 show anaphases of *Ardjoeno* viewed from a pole. In both cases the two groups of chromosomes were present in the same section. Each group contained 40 chromosomes, none lagged behind.



Fig. 31.



Fig. 32.



Fig. 31. Anaphase of the heterotype of *Ardjoeno* seen from one of the poles  $\times 2300$ .

Fig. 32. Another case of anaphase of the heterotype of *Ardjoeno* seen from one of the poles  $\times 2300$ .

The fact, that in the anaphase of these cells twice 40 chromosomes are present proves conclusively, that in these cells 40 gemini were pre-

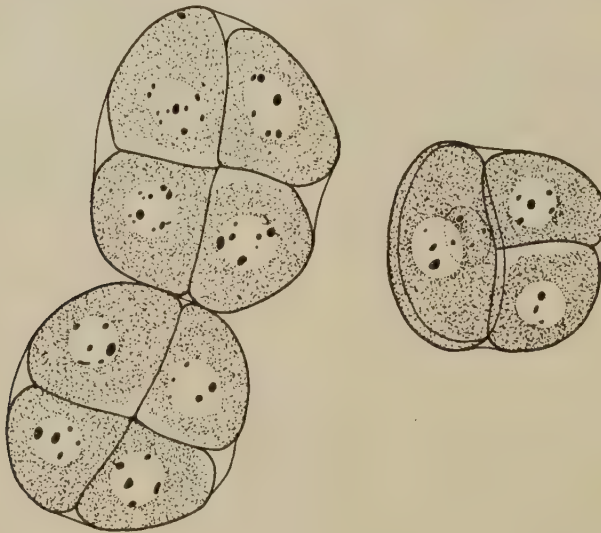


Fig. 33.

Fig. 33. Three pollen-tetrads of *Ardjoeno*  $\times 1750$ .

sent in diakinesis and metaphase, so that the diploid chromosome number must be 80.

The anaphase of *Ardjoeno* is followed by a telophase corresponding completely to the one of *G. G. N. G.* pictured in fig. 45. The chromoso-



mes lie in one mass at one of the poles and can no longer be separately distinguished.

The diad is smaller than the one of *S. spontaneum*.

In the homotype division the chromosomes lie so close together that an accurate count is impossible.

Fig. 33 shows 3 pollen-tetrads of *Ardjoeno*. The two to the left which are still in connection with one another, a frequent feature in the case of *Saccharum*-tetrads, have been formed while the longitudinal axes were parallel to one another; in the case of those to the right these axes crossed one another. The first type is much more common than the second one. It occurs but rarely that the axes cross one another under an acute angle. Tetrads like the ones pictured occur also among the other kinds of sugarcane of which I shall treat; they are distinctly smaller than those of *glagah*.

*The irregular reduction-division of Green German New-Guinea-cane.* The irregularity consists in the fact, that during prophase the pairing of an arbitrary number of chromosomes sets out. Consequently we get in metaphase, besides gemini, unpaired chromosomes. During anapha-

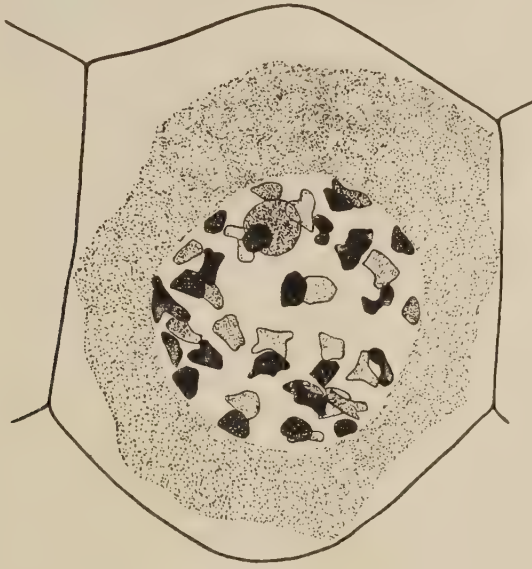


Fig. 34.

Fig. 34. Diakinesis of Green German New Guinea  $\times 2300$ .

se the chromosomes derived from the gemini proceed regularly towards the poles, the unpaired chromosomes as a rule split longitudinally. The result is, that the nuclei- of the pollengrains probably obtain more than

40 chromosomes. This again will be elucidated by means of figures. Fig. 34 pictures an apparently quite normal nucleus of *G. G. N. G.* in diakinesis with 40 chromosomes. The gemini are very much shortened yet many of them still reveal their bivalent nature. At the right side of the picture we notice two rather small chromosome-pairs visible when focussing at a high level, which are clearly built up by two elements. In the drawing these parts seem to form a whole, under the microscope they are seen distinctly when focussing up and down, and it seems that there even is a small distance between the two. The same is the case with the light grey pair lying below the black geminus above the nucleolus. In the case of *S. spontaneum* it also happens occasio-

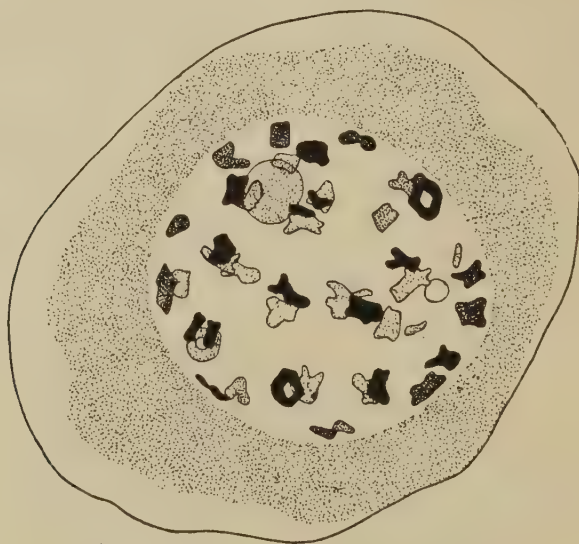


Fig. 35.

Fig. 35. Diakinesis of *Green German New Guinea* (irregular division)  $\times 2300$ .

nally that the chromosomes of a geminus are not entirely adpressed to one another; in the case of sugarcane this happens to a much greater degree. In the case of sugar cane it may even happen that part of the chromosomes, although arranged two by two, yet are not so united as to form gemini.

Frequently the two chromosomes of a pair lie parallel to one another. Fig. 35 pictures a nucleus of *G. G. N. G.* showing this. Of 35 chromosomes the bivalent nature is pretty certain. Besides these 10, distinctly smaller, univalent chromosomes are present. To the right of the nucleolus two of these, appearing upon focussing at a high level, are lying al-

most parallel to one another. The same is seen in the left side of the figure, a little below the aequator. Of two pairs, at the lower side of the figure, lying close to the nuclear wall, it is also certain, that the chromosomes are separated. Finally one sees, when focussing at a low level, two very small, doubtless univalent chromosomes, at a great distance from one another. A small, perfectly transparent nucleolus lies between them. These two chromosomes also almost certainly belong together. If these 10 chromosomes had been united to pairs the number of gemini in this nucleus would consequently have been 40. Frequently however the number of non-pairing chromosomes is still larger, so that the microscopical images are still more convincing, but then the picture becomes so complicated, that the exact number of univalent and bivalent chromosomes is usually undeterminable. Fig. 36 shows a similar case. At the upper side of the nucleus we see a mass of bivalent and univalent chromosomes, which cannot with certainty be dissolved. In the center of the nucleus 4 sets of chromosomes are seen when focussing at a high level, which have not paired. Focussing at a low level, we see three other sets, one of which is covered by the nucleolus. It is not improbable that 27 gemini and 13 sets of unpaired chromosomes are present.

One could, of course, suppose that the univalent chromosomes still had to pair; this however is certainly not the case, because one meets again with the unpaired chromosomes in metaphase and anaphase. It seems that the mutual affinity of these chromosomes has become weakened. It is, however, not impossible, that during prophase these chromosomes have been united.

In *G. G. N. G.* one meets in nearly all cases with unpaired chromosomes in the diakinesis-nuclei; the nucleus pictured in fig. 34 is an exception and even in that nucleus probably not all chromosomes were completely paired. It may even happen in the case of *G. G. N. G.* that pretty nearly all chromosomes remain unpaired. That however is the exception and leads to an entirely abnormal division of the PMC, so that no normal tetrads and pollen grains are formed. Preparations of this kind very frequently show abnormal division figures which will be treated at the end of this paragraph. We shall now speak of the division in which, in prophase, univalent chromosomes may occur besides bivalent ones. This one leads not to the formation of abnormal tetrads.

If one views the nuclear plates of *G. G. N. G.* from the side, we see



that the chromosomes do not lie exactly in the aequatorial plane. Partly this can be caused by the fact that certain chromosomes are no longer paired in gemini, but already are at the beginning of anaphase; one sees however also chromosomes in or somewhat outside of the aequator which are smaller than the gemini, which have an almost round shape and which have remained single.

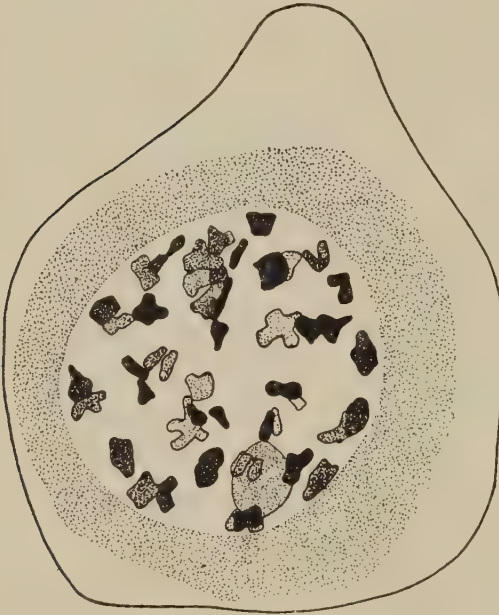


Fig. 36.

Fig. 36. Diakinesis of *Green German New Guinea* (irregular division)  $\times 2300$ .

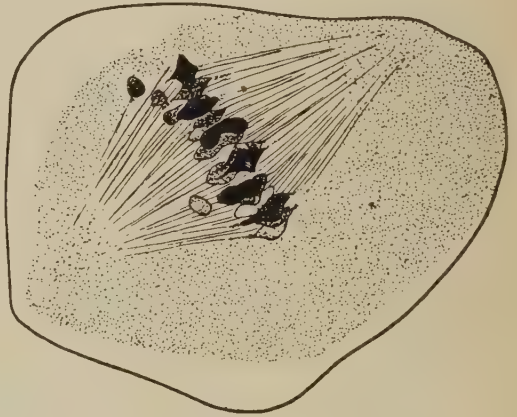


Fig. 37.

Fig. 37. Metaphase of the heterotype division of *G. G. N. G.* (irregular division)  $\times 2300$ .

These are univalent chromosomes, which in diakinesis remained unpaired. In fig. 37 one sees 3 of these a little below the nuclear plate. The chromosomes in the nuclear plate itself clearly show the geminus-shape, all of them consequently are bivalent.

Observing anaphases of *G. G. N. G.* we notice, that between the two groups of chromosomes moving towards the poles some chromosomes are present which lag behind and frequently are still in the proximity of the aequator. Frequently one sees that these sluggards split into two almost equal parts. Comparing the size of the chromosomes lagging behind with those of the chromosomes approaching the poles, we see that in general the unsplit sluggards have the same size as the chromosomes near the poles; after splitting, the halves are somewhat smaller.

This makes it highly probable, that the sluggards are the univalent chromosomes of the nuclear plate and that the chromosomes near the poles have been derived from the gemini. As we shall see in the last chapter, other investigators have found analogous anaphases in the case of plants showing in the prophase of the division of the PMC the presence of gemini besides unpaired chromosomes. They also concluded that the sluggards were the univalent chromosomes. Of these chromosomes they could observe the longitudinal splitting. That really *longitudinal* splitting occurs in the case of sugarcane is not certain, on account of the smallness of the chromosomes; it is however probable.

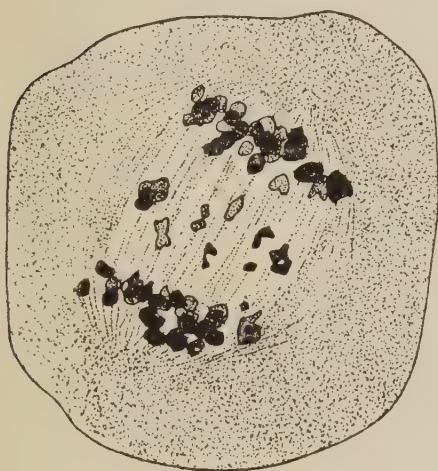


Fig. 38.

Fig. 38. Anaphase of the heterotype division of *Green German New Guinea* (irregular division)  $\times 2300$ .

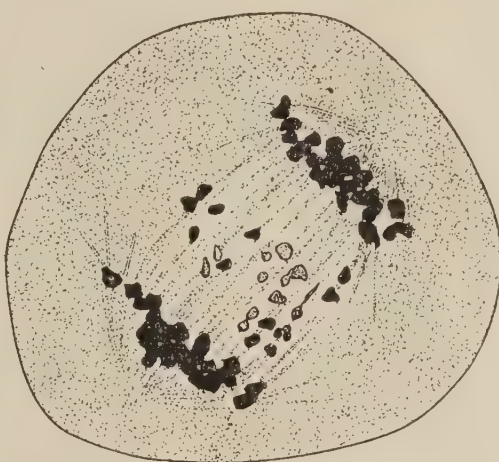


Fig. 39.

Fig. 39. Anaphase of the heterotype division of *G. G. N. G.* (irregular division)  $\times 2300$ .

Fig. 38 shows an anaphase of *G. G. N. G.* in which all the univalent chromosomes are still near the aequator, some of them split already. In Fig. 39 we see the chromosome-groupes lying somewhat nearer to the poles, while nearly all the sluggards are split, but their halves — in general clearly smaller than the chromosomes near the aequator —, are still in the proximity of the aequator.

In fig. 40 one sees that the chromosomes derived from the gemini have almost reached the poles while the unpaired ones are distributed all along the spindle. In part the latter are split into halves; others show no splitting as yet, while it seems that some fall to pieces.

How the unpaired chromosomes behave during anaphase is not always clear; probably most of them split longitudinally, the halves moving towards the poles, each to one side. Occasionally however they seem to fall to pieces, while of course the possibility is not excluded that they reach once in a while, in an undivided condition, one of the poles. The important question was to show with certainty the presence of unpaired chromosomes and their presence in diakinesis, in metaphase and in anaphase is now established.

The study of nuclear plates of *G. N. G.*, viewed from the poles, does not always allow us to distinguish between gemini and univalent chro-



Fig. 40.

Fig. 40. Anaphase of the heterotype division of *G. G. N. G.* (irregular division)  
 $\times 2300$ .

mosomes. The chromosomes are frequently irregularly arranged, often also the chromosomes of some of the gemini have already separated and show the first stage of anaphase, while univalent chromosomes may lie a little above or below the aequatorial plane. This makes counting difficult, but a little persistence always reveals the presence of plates suitable for the determination of the chromosome number. Counting these, we get different numbers: 40 or more, but I have never met with less than 40 chromosomes. The number 40 itself also could but rarely be made out with certainty. Fig. 41 shows a nuclear plate with 39 chromosomes in the aequatorial plane, part of which show the first signs of anaphase, which however by the arrangement of the chro-



mosomes which moved apart, and which were lying one above the other, could not be drawn; 3 mikron below the aequatorial plate a chromatine-element with distinct double-structure is seen; perhaps this is a geminus more probably it consists of two unpaired chromosomes lying close together. Very probably this nuclear plate consequently contains 39 gemini and two unpaired chromosomes. Fig. 42 shows a nuclear plate with 45 chromosomes, part of these must be univalent,

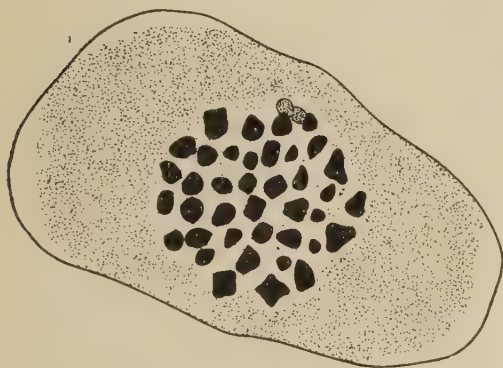


Fig. 41.

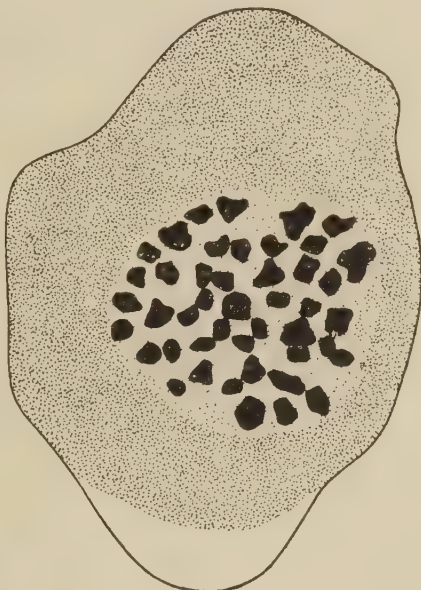


Fig. 42.



Fig. 43.

Fig. 41. Nuclear plate of the heterotype division of *G. G. N. G.* viewed from a pole  $\times 2300$ .

Fig. 42. Metaphase of the heterotype division of *G. G. N. G.* viewed from a pole (irregular division)  $\times 2300$ .

Fig. 43. Metaphase of the heterotype division of *G. G. N. G.* viewed from a pole (irregular division)  $\times 2300$ .

notwithstanding the fact that these cannot with certainty be distinguished from the bivalent ones. Fig. 43 shows a nuclear plate in the first stage of anaphase. The chromosomes, not yet in anaphase, are drawn dark grey, the „anaphase-chromosomes” lying at a high level, black, those at a low level pale-grey. One sees that the chromosomes of a low level are drawn in the figure a little to the right of those of a high level, so that the longitudinal axis of the spindle was not exactly

perpendicular to the optical field. If one counts each time two anaphase-chromosomes as one, a total of 46 is obtained, which points towards 12 unpaired chromosomes, a number fitting in well with the numbers which can appear in anaphase.

Twenty one counts of nuclear plates of *G. G. N. G.* gave 4 times hesitation between 40 and 42; three times 41; seven times 42; twice 43; thrice 44; once 45; and once 46.

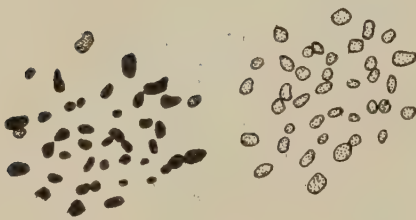


Fig. 44.

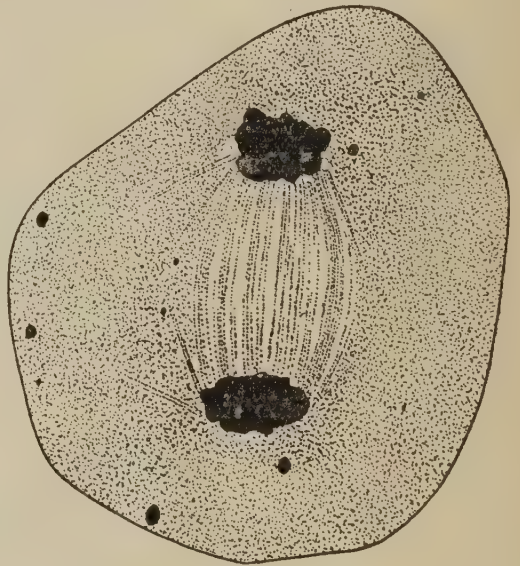


Fig. 45.

Fig. 44. Anaphase of the heterotype division of *G. G. N. G.* viewed from one of the poles (irregular division)  $\times 2300$ .

Fig. 45. PMC of *G. G. N. G.* in telophase  $\times 2300$ .

Anaphase counts can be made only when the distance between the chromosomes moving towards the poles and those lagging behind in the aequator is sufficiently great, to distinguish the latter clearly from the former. Also the chromosomes of the groups moving apart may not have approached too closely to the poles, because in that case they are lying too close together. Fig. 44 pictures an anaphase where each of the groups moving apart contains without any doubt 38 chromosomes, while 4 unpaired ones have lagged behind on the aequator. The latter ones are tinted grey in the figure and drawn next to the chromosomes of the group which was visible when adjusting the microscope at a high level. It should be noticed that the unpaired chromosomes all are lying at the border of the aequator. This is not by chance; one can always

observe this arrangement in anaphase both when viewed from the poles and from the side. Unpaired chromosomes never lie in the center of the aequatorial plane. During telephase (fig. 45) unpaired chromosomes are no longer seen on the spindle, all of them having been incorporated in the daughter nuclei except in the rare cases in which chromosomes fall to pieces and perhaps finally are resorbed. Dwarf nuclei, formed by unpaired chromosomes, have never been seen by me. In the figure one sees some extranuclear nucleoli in the plasma around the clumps of chromosomes; occasionally a much larger number of these is found in *Saccharum*. They have been found in other plants also by several investigators and have nothing to do with dwarf-nuclei.

Doubtless more than 40 chromosomes may also reach the nuclear

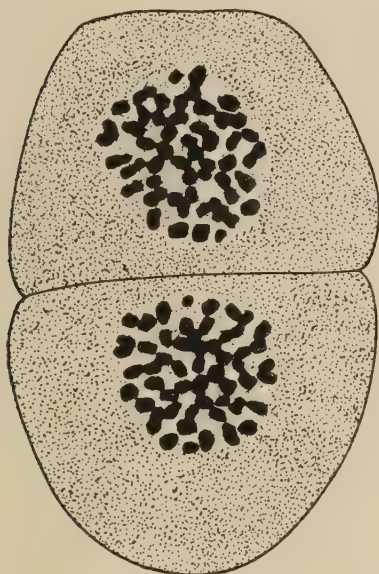


Fig. 46.

Fig. 46. Homotype division of *Green German New Guinea*  $\times 2300$ .



Fig. 47.

Fig. 47. Anaphase of the homotype division of *G. G. N. G.*  $\times 2300$ .

plates of the homotype divisions. In fig. 46 one observes in both nuclear plates fully 50 chromosomes. Very exact counts of homotype nuclear plates are impossible; the chromosomes are very small and lie close together. Fig. 47 shows an anaphase of a homotype division; in each of the chromosome groups moving apart, approximately 45 chromosomes were present. It occurs rarely in this division that chromosomes lag behind in the aequator.



Doubtless more than 40 chromosomes can reach the nuclei of the pollengrains. Dwarf nuclei were not found in the tetrads or in the pollengrains. It is therefore evident, that the setting out of the pairing of a part of the chromosomes in the prophase of the division of the PMC. of *G. G. N. G.* causes an incomplete chromosome-reduction, so that in all division-stages chromosomenumbers higher than the pure haploid number are found.

*The irregular reduction division of Ardjoeno-cane*

In *Ardjoeno-cane* also, the pairing of an indefinite number of chromosomes can set out in the division of the PMC. This occurrence however is much less apparent than in the case of *G. G. N. G.*, because it extends over part of the PMC only, while the number of chromosomes remaining unpaired also, is usually much smaller than in *G. G. N. G.*

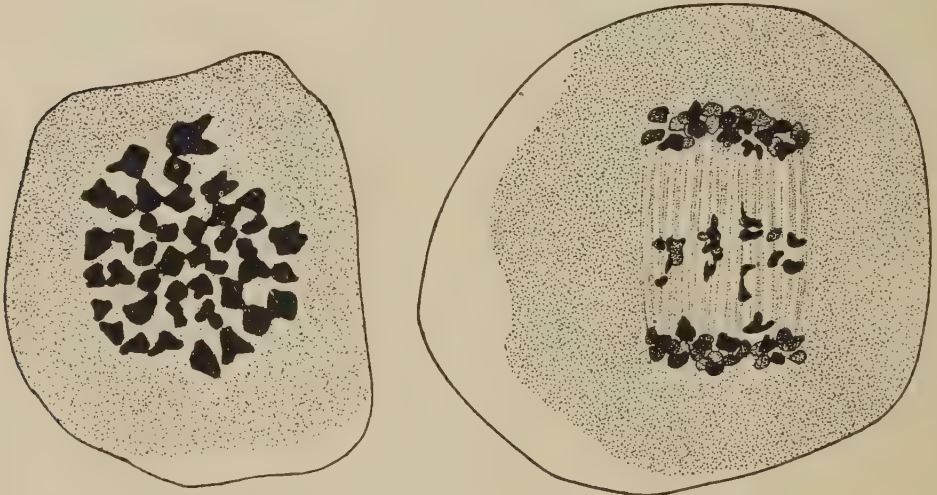


Fig. 48.

Fig. 49.

Fig. 48. Metaphase of the heterotype division of *Ardjoeno* (irregular division)  
× 2300.

Fig. 49. Anaphase of the heterotype division of *Ardjoeno* (irregular division)  
× 2300.

Fig. 48 pictures a nuclear plate, containing doubtless 42 chromatine-elements, pointing therefore towards 4 unpaired chromosomes. In fig. 49 one observes an anaphase from the side, in which approximately 10 unpaired chromosomes, all split, save one, lie on the spindle. This is for this kind an exception, the number of unpaired chromosomes usually being much smaller.

*The reduction division of Fidji-cane*

*Fidji* shows complete chromosome-reduction besides incomplete one. The haploid chromosome-number again is 40.

Fig. 50 pictures a diakinesis-nucleus, containing 40 chromatine-elements, probably all bivalent. The nucleolus of this nucleus is transpa-

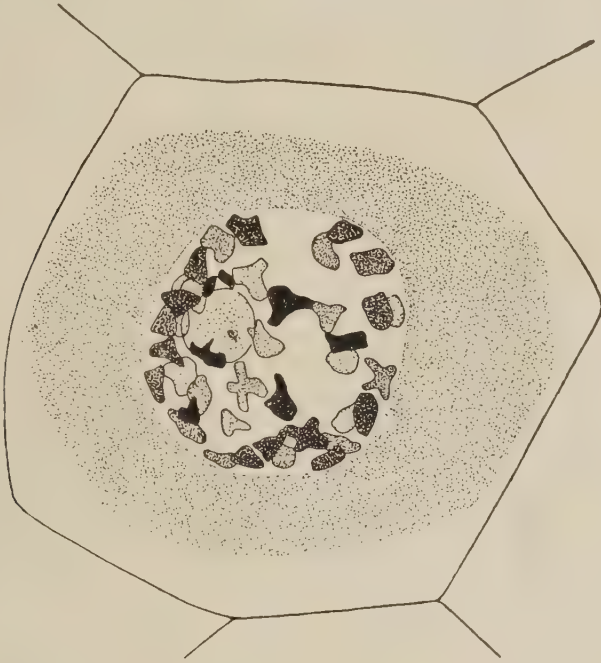


Fig. 50.

Fig. 50. Pollenmothercell of *Fidji* in diakinesis  $\times 2300$ .

rent and consequently can hide no chromosomes. To the left of this body some chromosomes cover one another nearly completely, yet all could be focussed separately with ease. Above the nucleolus a geminus is lying, the two chromosomes of which have almost quite separated, they might have reached the nuclear plate as two separate elements during the metaphase.

Fig. 51 also shows a diakinesis of this cane. Here also probably 40 gemini are present. Besides a large transparent nucleolus several small nucleoluslike bodies occur in this nucleus, having approximately the size of chromosomes and also staining blue-black in haematoxyline. These nucleoli cause much trouble in counting, because very close observation only allows to distinguish them, by their round shape, from

chromosomes. This nucleus contains 5 of them, two lie in the center of the figure and are visible when focussing at a high level; at the extreme left one sees one of them just above the V-shaped black chromosome-pair; at the top of the drawing one is seen to the right of the black loop-shaped geminus, while, finally one is situated at the extreme right obliquely above the dark-grey cross-shaped chromosome-pair between two other gemini. This latter nucleolus especially is hardly distinguishable from a chromosome.

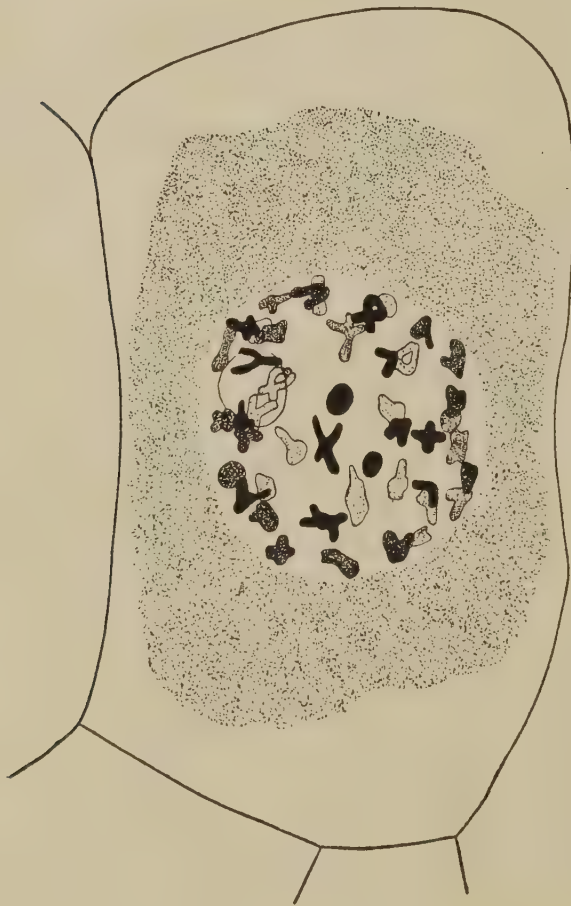


Fig. 51.

Fig. 51. Pollenmothercell of *Fidji* in diakinesis  $\times 2300$ .

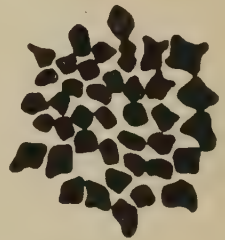


Fig. 52.

Fig. 52. Nuclear plate of the heterotype division of *Fidji*  $\times 2300$ .

These small nucleoli occur in *Fidji* sometimes but not always in the diakinesis-nuclei, they may also occur in other kinds.

(to be continued.) —



A PRELIMINARY STATEMENT OF THE RESULTS OF MR.  
HOUWINK'S EXPERIMENTS CONCERNING THE ORIGIN OF  
SOME DOMESTIC ANIMALS

by

J. P. LOTSY and K. KUIPER

(With Plates I—III)

III.

(Continued from p. 50)

+ THE BIRDS USED IN MR. HOUWINK'S EXPERIMENTS

INTRODUCTION

Mr. HOUWINK's experiments have suffered from almost every imaginable untoward circumstance, foremost among which was the war. Every thing became so expensive that even the most rigid economy, and the cutting down of the experiments to crosses of different-species of *Gallus* and of rabbit and hare, still surpassed the available means, so that Mr. HOUWINK finally had to decide to put a stop to the work.

The matter was put before the Dutch Society for the Promotion of Scientific Breeding, which resolved to try to raise the necessary funds for the continuation of Mr. HOUWINK's experiments concerning the origin of domestic animals, it being enabled to do so by the liberality of one of its members, Mr. B. WILTON of Rotterdam, who put sufficient means at its disposal to liberate the junior author, for the period of a year from all official duties, thus allowing him to devote all his time to efforts to raise the necessary capital.

Unfortunately the results of the war affected Holland to such a degree, that the heavy taxation unavoidable to overcome them, forced even wealthy persons to the strictest economy, so that no sufficient funds could be raised.

During the time devoted to the raising of the funds the situation at Mr. HOUWINK's establishment had become desperate, so that the matter was again put before the Council of the above named Society, on whose advice the Secretary of Agriculture granted a small sum to keep at least the hybrids between the wild species of *Gallus* alive for the period of a year during which a home for these birds could be sought.

In this we succeeded by the liberality of Mr. W. J. H. LEURING, a retired physician at Mook, who agreed to keep the birds and provide for their food and attendance, which he continues to do up to the present moment, while the hare-rabbitcrosses were for some time kept by the senior author and have now been transferred to the Agricultural College in Wageningen, where they are under the care of Professor J. A. HONING.

As to the authors' share in Mr. HOUWINK's work the following needs mentioning. It was the senior author's privilege to make Mr. HOUWINK's acquaintance shortly after he began his experiments, to advise him as to the best way of conducting them and to discuss with him the results obtained, during the several times he visited Mr. HOUWINK at Meppel. It was at his advice, that Mr. HOUWINK engaged as scientific assistants first Dr. H. N. KOOIMAN and later Dr. K. KUIPER neither of whom however could stay very long.

Finally, the task of writing up the results, fell, much against his will, to the share of the senior author, as Dr. KUIPER had been appointed biological assistant to the Director of the Zoological Gardens in Rotterdam and no longer could spare the time. The senior author does not hesitate to say that this task has been full of difficulties; the material, both alive and dead, had become scattered and had to be brought together, and . . . . not all on whose information he had to rely, applied that promptness in replying which is so highly appreciated by the enquirer. The greatest difficulty of all however was his ignorance in matters pertaining both to the wild species of *Gallus* and to domestic poultry, an ignorance which he fears will be glaringly apparent in the following pages. The best excuse he can offer, was his desire to record faithfully the results of much labour and trouble spent on material which can but with difficulty be got.

## CHAPTER I

### THE ORIGIN OF MR. HOUWINK'S BIRDS

#### 1. *Gallus bankiva*. (Plates in the next number)

On the 15th of July 1912 Mr. HOUWINK bought of the animal dealer Mr. P. VAN CALCAR VEENSTRA in Rotterdam, a pair of birds, said to be *bankiva*'s 201.1 ♂ and 201.2 ♀, which according to Mr. VEENSTRA had been purchased, from the animal dealer Mr. J. D. HAMLYN in London; an other pair, probably from the same importation, was sold by the latter, in the same year to the Zoological Gardens in London.

During the summer of 1914 Mr. VAN CALCAR VEENSTRA again sold a hen and a cock, said to be *bankiva*'s, to Mr. HOUWINK, but added that he was unable to guarantee their purity; they were therefore not used in the experiments.

#### 2. *Gallus lafayetti*. Pl. IV.

*Gallus lafayetti* is the Ceylon junglefowl, the female of which has been described as a separate species under the name of *Gallus stanleyi*. In 1915 a Chinaman, who — he said — had come by board of a British vessel directly from Ceylon, sold to Mr. VAN CALCAR VEENSTRA 4 cocks and 4 hens which he called „Ceylon Junglefowl". These birds were sent to Mr. HOUWINK, who, after comparison with skins of *Gallus lafayetti*, sent to him by Dr. J. LLEWELLYN THOMAS, saw at once that they were no Ceylon Junglefowl. Cocks, as well as hens, looked much like *Gallus bankiva*, except that they had yellow legs, while the cock now stuffed as 217.1 has very pale hackles and saddle for a *bankiva*. Possibly these birds may have had a slight strain of *lafayetti* blood: the breasts of the stuffed cocks show black and brown mottled, sometimes even span-gled, feathers; *bankiva* is said to be always black-breasted, *lafayetti* is brownbreasted, and *lafayetti* has yellow legs. Moreover the cock 218.1, born from these Chinaman's birds, although quite *bankiva*-like in the brown margins of hackles and saddlefeathers, has an upper saddle the feathers of which may be called intermediate between those of *lafayetti* and those of *bankiva* at the corresponding place.

This cock has the lower part of the two central tailfeathers white and also some white on the wingfeathers, much on the secondaries, and



little on the primaries. At the best therefore, these birds had a slight trace of *lafayetti* in their constitution; of course they were not used in the experiments.

### 3. *Gallus Sonnerati*. Pl. V.

In the same year Mr. DE BAS, Notary of the Public at the Hague, presented to Mr. HOUWINK a fine cock and hen of *Gallus Sonnerati*, 195.1 ♂, and 195.2 ♀, while Mr. F. E. BLAAUW added to these in 1916 the cock 269.1 ♂, which once also formed part of Mr. DE BAS' stock.

### 4. *Gallus varius*. Plate VI.

A cock of this Javanese species with its beetle-green pheasant-collar was kindly lent by the Director of „Artis”, the Zoological Gardens at Amsterdam. It turned out to be too old to procreate. A fine vigorous cock of this species, 196.1 ♂ was, again by Mr. DE BAS, presented to Mr. HOUWINK in 1915.

### 5. *Gallus aeneus*.

This is a collective name for the hybrids of *Gallus varius*, with either domestic poultry or with *bankiva*. The Zoological Gardens at Amsterdam possessed a male of this kind, there known as Bronshoen, which it had (for picture see chapter on „Crosses with *varius*”) mated to three silver duckwing bantams, and which, together with its progeny, was put at the disposal of Mr. HOUWINK. BEEBE describes the following „species” as synonyms. *Gallus aeneus* CUVIER is one of the type of hybrids with violet upper plumage, margined with golden yellow, comb with minute teeth; a small median wattle. *G. Temminckii* GRAY is a red phase of hybrid. All the plumage margined with golden chestnut, six coarse teeth in comb; well developed median throat wattle. *G. violaceus* KELSALL has the violet gloss dominant, a toothed comb, a good sized median wattle. *G. stramineicollis* SHARPE, from the Sulu Islands, is a very large hybrid of domestic variety with a small rose comb, bare face, chin, throat and lower neck; hackles, mantle, neck, lower back and rump straw color with narrow green shaft-stripe. Feet and legs very thick and heavy, spurs abortive. *G. pseudohermaphroditicus* has nothing to do with *varius*; it is a domestic hermaphrodite.

## CHAPTER II

### THE MATERIAL AT HAND

During the first years of the experiments all birds which died were stuffed at Mr. HOUWINK's expense and the skins preserved in his collection. Later the Director of the Rijks Museum van Natuurlijke Historie at Leiden, Professor E. D. VAN OORT kindly consented to have the animals which died, mounted at the expense of the Museum and to have them stored there.

Various circumstances, unsuitable storage of Mr. HOUWINK's collection, after the breaking up of his establishment, misunderstood directions etc. have caused the loss of skins, or, equally serious, that of labels or rings, so that the collection is by no means complete.

Fortunately Mr. HOUWINK's first scientific assistant, Dr. H. N. KOOIMAN had made feather-charts of a number of the birds when still alive, and these, though incomplete, have been of great use, as also some coloured drawings and a large number of photographs made at the expense of the Dutch Society for the Promotion of Scientific Breeding. The latter however have suffered by the impossibility to photograph the contrast between certain browns and black, both of which make the same impression on each and every kind of photographic plate tried. All our efforts to photograph black and brown mottled breasts have been completely frustrated by this untoward circumstance.

The following material, and notes pertaining to it, were at the disposal of the senior author while writing up the results obtained by Mr. HOUWINK.

In the first column a + indicates that the animal died.

A? behind the registration-number of the bird means that the sex of the animal has remained unknown.

In the second column particulars as to photo's, drawings and stuffed specimens, in the third such as to feather charts are given, while the fourth indicates which specimens were sent in December 1921 to Mr. LEURING at Mook, and which of these were still alive at the beginning of March 1923.

When a column has not been filled in, it means that no particular, pertaining to that column, could be ascertained; when no column, except the first, is filled in, that the fate of the animal subsequent to birth has remained unknown.

Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere.
<i>Partridge colored Bantams.</i>			
P. 191.1 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
191.4 ♀ +	" " "	"	
<i>Silver Partridge colored Bantams.</i>			
P. 192.1 ♂ +	" " "	complete	
192.2 ♀ +	" " "	"	
192.3 ♀ +	" " "	"	
<i>Ex Partridge colored Bantam</i> 191.4 ♀ × <i>Bankiva</i> 201.1 ♂			
F <sub>1</sub> 193.2 ♂ +	" " "		
— 3 ♀ +			
— 4 ? +			
— 5 ♀ +	stuffed coll. HOUWINK		
— 6 ? +			
— 7 ? +			
<i>Ex Silver Partridge Bantam</i> 192 <sup>2</sup> / <sub>4</sub> ♀ × <i>G. aeneus</i> 263.1 ♂			
F <sub>1</sub> 194.2 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
3 ♀ +	" " "	"	
4 ♂ +	" " "	"	
5 ♀ given away			
6 ♂ +	" " "	complete	
7 ♂ +	" " "	"	
8 ♂ +		incomplete	
9 ♀ given away			
10 ♂ " "		incomplete	
11 ♀ " "			
12 ♂ +			
13 ? +			
14 ♂ +			
15 ♀ +	stuffed coll. HOUWINK		
16 ♀ +			
17 ♀ +			
18 ♀ +			
19 ♀ +			
20 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
<i>Gallus Sonnerati</i> from Mr. DE BAS			
P. 195.1 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	



Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere
—2 ♀ + <i>Gallus varius</i> from Mr. DE Bas	stuffed coll. HOUWINK	complete	
P. 196.1 ♂ + Ex <i>Bankiva</i> 201.2 ♀ × <i>varius</i> 196.1 ♂	Photo and coll. HOU- WINK	complete	
F <sub>1</sub> 196.2 ♂	Photo and colored drawings.	complete	sent to Mr. LEURING, (alive March 1923).
196.3 ♂ + 196.4 ♀ +	stuffed coll. HOUWINK " " "	" "	
Ex <i>varius-bankiva</i> PF <sub>1</sub> 211.13 ♀ × 211.14 ♂ PF <sub>1</sub> PF <sub>1</sub> 197.1 ♂ + 197.2 ♀			sent to Mr. LEURING
—3 ♀ + —4 ? + —5 ? + —6 ? + —7 ♂ —8 ♂ —9 ? +			
Ex <i>bankiva</i> 201.3 ♀ × Sonnerat 195.1 ♂ F <sub>1</sub> 198.1 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK (headless)	complete incomplete "	sent to Mr. LEURING
—2 ♀ —3 ♀			
<i>Gallus bankiva</i> P 201.1 ♂ + } purchased P —2 ♀ + } from Mr. v. C. VEENSTRA	stuffed coll. HOUWINK	complete	
Ex <i>bankiva</i> 201.2 ♀ × 201.1 ♂ F <sub>1</sub> 201.3 ♀ 201.4 ?		incomplete	sent to „Artis”
—5 ♀ —6 ♂ —7 ♂ + —8 ♀ sold —9 ♀ „ —10 ♀ +	stuffed coll. HOUWINK " " " stuffed coll. HOUWINK	incomplete complete " incomplete " complete	

Name.	Photographs, Drawings, or stuffed specimens:	Featherchart	Animals sent elsewhere.
— 11 ♀	stuffed coll. HOUWINK	complete	sent to Dr. Lortsy (alive Velp March 1923)
— 12 ♂ +		complete	
— 13 ♀			
— 14 ♀ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 15 ♂ +	" " "	"	
— 16 ♀	stuffed coll. HOUWINK	incomplete	
— 17 ♂ killed		complete	
— 18 ♀ +		"	
— 18bis ♂ = CA 207.5 <sup>1)</sup>	" " "		
— 19 ♂ killed = CA 208.7	" " "	complete	
— 20 ♂ killed = CA 209.11	" " "	"	
— 21 ♂ killed = CA 210.3	" " "	"	
— 22 ♂ killed	" " "	"	
— 23 +	" " "	complete as far as the age of the chick allowed	
— 25 +	Chickens " " "	"	
— 26 +		"	
— 28 +		"	
Ex <i>Bankiva</i> 201.13 ♀ × 201.7 ♂			
F <sub>2</sub> 202.1 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 2 ♀		incomplete	
— 3 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 4 ♂ +	" " "	"	
— 5 ♂			
— 6 ♂		complete	sent to Dr. Lortsy (alive Velp March 1923)
— 7 ♂			
— 8 ♀			
— 9 +			
— 10 ♀			
— 11 ♀			
Ex <i>Bankiva</i> 201.8 ♀ × 201.6 ♂			
F <sub>2</sub> 203.1 ♂ sold		incomplete	

<sup>1)</sup> CA animals were obtained from a supposed cross between *bankiva* ♀ and *Sonnerat* ♂; in reality it were *bankiva*'s as the hen still carried *bankiva* sperm when put to the *Sonnerat* cock.

Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Featherchart	Animals sent elsewhere
— 2 ♀ sold		incomplete	
— 3 ♀			
— 4 ?	stuffed coll. HOUWINK	complete as far as chickens allow	
— 5 ? } died as chicks	" " "	"	
— 6 ? }		"	
— 7 ? }	" " "	"	
— 8 ? }	" " "		
— 9 ? }	" " "		
— 10 ? } died as chicks, still in down; all were dark	" " "		
— 11 ? }	" " "		
— 12 ♂ }	" " "		
— 13 ? }	" " "		
— 14 ? }			
— 15 ♂ sold			
— 16 ♀ "			
— 17 ♂ "			
— 18 ♂ "			
— 19 ♀ "			
— 20 ♀ "			
— 21 ♀ "			
— 22 ♀ "			
— 23 ♀ "			
Ex <i>Bankiva</i> 201.10 ♀ × 201.15 ♂			
F <sub>2</sub> 204.1 ♀ + 204.2 ? + 204.3 ? +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
Ex <i>Bankiva</i> 201.16 ♀ × 201.12 ♂			
F <sub>2</sub> 205.1 ♂ + 205.2 ♀	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 3 ♀ +			
— 4 ♀ + chicken	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 5 ? + chicken, died in down	" " "		
— 6 ♀			
Ex <i>Sonnerat Bankiva</i> F <sub>1</sub> 198.2 ♀ × 198.1 ♂			
F <sub>2</sub> 206.1 ♂ +	Drawing; stuffed coll. Leiden	complete	N.B. large animal like a domestic cock sent to Mr. LEURING
206.2 ♀	photo	incomplete	
206.3 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	



Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere.
Ex <i>Bankiva</i> 201.5 ♀ × 201.20 ♂ = CA 209.11			
F <sub>2</sub> 207.1 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	} CA Animals
— 2 ♂ +	" " "	"	
— 3 ? + chicken	" " "	complete as far as a chicken allows	
— 4 ? +	" " "	"	
— 5 ? +	" " "	"	
— 6 ? +	" " "	"	
— 7 ? +	" " "	"	
— 8 ? +	" " "	"	
— 9 ? +	" " "	"	
— 10 ? +			
— 11 ? +			
— 12 ? +			
— 13 ? +			
Ex <i>Bankiva</i> 201.9 ♀ × 201.19 ♂ = CA 208.7			
F <sub>2</sub> 208.1 ♀	stuffed coll. HOUWINK	complete	} CA Animals
— 2 ♀ killed	" " "	"	
— 3 ♀ +	" " "	"	
— 4 ♂ +	" " "	"	
— 5 ? + chicken	" " "	complete as far as chicken allows	
— 6 ? +	" " "	"	
— 7 ? +	" " "	"	
— 8 ? +	" " "	"	
Ex <i>Bankiva</i> 201.14 ♀ × 201.17 ♂			
F <sub>2</sub> 209.1 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 2 ♂ +	" " "	"	
— 3 ♀ +	" " "	"	
— 4 ♀ +	" " "	"	
— 5 ? +	" " "	complete as far as chicken allows	
— 6 ? +	" " "		
— 7 ? +	" " "	"	
— 8 ? +	" " "	"	
— 9 ? +	" " "	"	
— 10 ? +	" " "	"	
— 11 ? +	" " "	"	
— 12 ?			
— 13 ?			

Name	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere
Ex <i>Bankiva</i> 201.19 ♀ × 201.21 ♂ = CA 210.3			
F <sub>2</sub> 210.1 ♂ + — 2 ? + chicken	stuffed coll. HOUWINK " " "	complete complete as far as chick- en allows complete	} CA animals
— 3 ♂ +	" " "		
— 4 ?	" " "		
— 5 ?			
— 6 ?			
— 7 ?			
— 8 ?			
— 9 ?			
— 10 ♂ chicken	stuffed coll. HOUWINK	complete as far as chick- en allows	
Ex <i>Bankiva</i> 201.3 ♀ × <i>varius bankiva</i> F <sub>1</sub> 196.2 ♂			
PF <sub>1</sub> 211.1 ♂ + — 2 ♀ + ?	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 3 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 4 ♀ +	" " "	"	
— 5 ♂ +	" " "	"	
— 6 ♀ +	" " "	"	
— 7 ♂	photo	incomplete	sent to Mr. LEURING
— 8 ♀	photo	complete	" (alive March '23) sent to Mr. LEURING
— 9 ♀			
— 10 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 11 ♀ +	" " "	"	
— 12 ♂ +	" " "	"	
— 13 ♀ +	" " "		
— 14 ♂	drawing; photo	incomplete	sent to Mr. LEURING
— 15 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 16 ♀ +	" " "	"	
— 17 ♂			sent to Rotterdam
— 18 ? chicken died in down	stuffed coll. HOUWINK		
Ex <i>Silver Partridge Ban-</i> <i>am</i> × <i>varius</i> F <sub>1</sub> 194.3 ♀			
× 194.2 ♂			
F <sub>2</sub> 212.1 ♂	stuffed coll. HOUWINK		
212.2 ♂ died still	" " "		
212.3 ♀ in down	" " "		
212.4 ♀	" " "		

Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere
Ex <i>Silver P. Bantam</i> × <i>varius</i> 194.9 × 8 ♂ F <sub>1</sub> 215.1 ♂ — 2 ? died still in down	stuffed coll. HOUWINK		
Ex <i>varius-Bankiva</i> PF <sub>1</sub> 211.4 ♀ × 211.3 ♂ PF <sub>1</sub> PF <sub>1</sub> 218.1 ♂ + — 2 ♀ — 3 ♂ + — 4 ♀	stuffed coll. HOUWINK " " " " " "	complete " "	
Ex <i>varius-Bankiva</i> PF <sub>1</sub> 211.6 ♀ × 211.5 ♂ PF <sub>1</sub> PF <sub>1</sub> 219.1 ♀ <i>Bankiva</i> F <sub>1</sub> 205.6 ♀ × 205.1 ♂ F <sub>3</sub> 220.1 ♀ sold — 2 ♀ " — 3 ♀ " — 4 ♂ " — 5 ♂ — 6 ♀ — 7 ♀ — 8 ♀ — 9 ? chicken — 10 ? — 11 ?	stuffed coll. HOUWINK    photo  photo stuffed coll. HOUWINK	complete    complete   complete as far as chick- ken allows	sent to Mr. LEURING (alive March '23)  sent to Mr. LEURING
<i>Bankiva</i> F <sub>2</sub> 203.2 ♀ × 203.15 ♂ F <sub>3</sub> 221.1 ♂ — 2 ♂ — 3 ♀ — 4 ♀ — 5 ♀ — 6 ♀ — 7 ? + chick  — 8 ? + chick — 9 ? +	stuffed coll. HOUWINK      stuffed coll. HOUWINK " " "  stuffed coll. HOUWINK	complete as far as chick allows  "	
<i>Gallas aeneus</i> 263.1 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	



Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere
<i>PF<sub>1</sub> varius-bankiva</i> 211.2 ♀ × <i>aeneus</i> 263.1 ♂ V.B.D. <sup>1)</sup> 263.2 ♂ + <i>G. Sonnerati</i> 269.1 ♂ + from Mr. BLAAUW	stuffed coll. HOUWINK  stuffed coll. HOUWINK	complete  complete	
Ex <i>F<sub>1</sub> Sonn. Bank.</i> 198.3 ♀ × <i>Sonn.</i> 269.1 ♂ <i>F<sub>1</sub>P</i> 269. 2 ♀ + — 3 ♀ — 4 ♀		incomplete "	
Ex <i>Bankiva</i> 201.2 ♀ × <i>Sonn.</i> 269.1 ♂ <i>F<sub>1</sub></i> 270.1 ♂ — 2 ♂ — 3 ? + — 4 ♀ — 5 ♀ — 6 ? + chicken	photo photo, drawing  photo stuffed coll. HOUWINK stuffed coll. HOUWINK	incomplete complete  complete " "	sent to Mr. LEURING  " (alive March '23) sent to Mr. LEURING (alive March '23)
Ex 201.3 ♀ ? ( <i>bankiva</i> ) × <i>F<sub>1</sub> Sonn. B.</i> 198.1 ♂ <i>PF<sub>1</sub></i> 271.1 ♂ + — 2 ♂ +	photo, stuffed coll. HOU- WINK stuffed coll. HOUWINK	complete "	
Ex 192.2 ♀ <i>Partridge Ban- tam</i> × <i>S. B.</i> 198.1 ♂ DSB <sup>2)</sup> 272.1 ♂ + — 2 ♂ — 3 ♀ — 4 ♀ + — 5 ♀ +	   stuffed coll. HOUWINK " " "	      "	sent to Mr. LIEFTINCK DE PANT "
Ex <i>SB F<sub>1</sub></i> 270.4 ♀ × 270.2 ♂ <i>F<sub>2</sub></i> 276.1 ♂ — 2 ♂ + — 3 ♂ + — 4 ? disappeared — 5 ♀ + young — 6 ? + chick	photo stuffed coll. Leiden stuffed coll. HOUWINK  stuffed coll. HOUWINK " " "	complete " "  complete complete as far as chick allows	sent to Mr. LEURING (alive March '23)

<sup>1)</sup> VBD = *Varius-bankiva-domestica*.

<sup>2)</sup> DSB = *Domestic-Sonnerat-Bankiva*.

Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-charts	Animals sent elsewhere.
— 7 ♂	photo, drawing	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 7a + chick	stuffed coll. HOUWINK	complete as far as chick allows	
— 8 ♀		complete	} sent to Mr. LEURING (alive March 1923)
— 9 ♀	photo	"	
— 10 ♀	photo	"	
— 11 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	} sent to Mr. LEURING (alive March 1923 except 14)
— 12 ♀	photo	"	
— 13 ♀ pencilled	photo	"	
— 14 ♀ light	photo. stuffed coll. Leiden	"	
— 15 ? + 1 day chick	stuffed coll. HOUWINK		
— 16 ? + chick	" " "		
— 17 ♂			sent to Mr. LEURING
— 18 ♂ +			
— 19 ? + 1 day chick	stuffed coll. HOUWINK		
— 20 ? + 1 day chick	" " "		
— 21 ♂			sent to Mr. LEURING
— 22 ♂ disappeared			
— 23 ♀	photo	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 24 ? + 1 day chick			
— 25 ? + 1 day chick			
— 26 ? + 1 day chick			
— 27 ? + 1 day chick			
— 28 ? + 1 day chick			
Ex <i>Bankiva</i> F <sub>1</sub> 201.18 ♀ × 201.15 ♂			
F <sub>2</sub> 277.1 ♂ +			
— 2 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 3 ♀			
Ex <i>Sonn. Bank.</i> F <sub>1</sub> 270.5 ♀ × 270.1 ♂			
F <sub>2</sub> 278.1 ? +	stuffed coll. HOUWINK		
— 2 ? +	" " "		
down			
Ex <i>S. B.</i> F <sub>1</sub> P <sub>1</sub> 269.3 ♀ × SB P <sub>2</sub> F <sub>1</sub> <sup>1)</sup> 271.1 ♂			
F <sub>1</sub> P <sub>1</sub> F <sub>1</sub> P <sub>2</sub> 280.1 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 2 ♂ +	" " "		

1) P<sub>1</sub> = *Sonnerat*; P<sub>2</sub> = *Bankiva*.

Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere
— 3 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 4 ♀ +			
— 5 ♀			
— 6 ♀			
— 7 ♂ +	" " "	complete	
— 8 ♂ +	" " "	"	
Ex SB F <sub>1</sub> P <sub>1</sub> 269.2 ♀ ×			
SB P <sub>2</sub> F <sub>1</sub> 271.1 ♂			
281.1 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 2 ♀ +		incomplete	
— 3 ♂ +		complete	
— 4 ♀		incomplete	
— 5 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 6 ♂ +		incomplete	
— 7 ♂ +		"	
— 8 ♀ +		"	
— 9 ♂ +		"	
— 10 ♀ +		"	
— 11 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 12 ♂ +	" " "	"	
— 13 ♂ +	" " "	"	
Ex SB F <sub>1</sub> 198.3 ♀ ×			
198.1 ♂			
F <sub>2</sub> 282.1 ♂	photo	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 2 ♂	photo	"	"
— 3 ♀			
— 4 ? +			
— 5 ? + chick			
— 6 ? + chick	complete as far as chick allowed		
— 7 ? +			
— 8 ? +			
— 9 ? +			
— 10 ? +			
— 11 ? +			
— 12 ? +			
— 13 ? +			
— 14 ? +			
— 15 ? +			
— 16 ? +			
— 17 ? +			
— 18 ♂ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 19 ? + chick	" " "		



Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere.
— 20 ? + chick	stuffed coll. HOUWINK		
Ex <i>Bankiva</i> F <sub>2</sub> 204.1 ♀ × F <sub>2</sub> 207.2 ♂			
F <sub>3</sub> 285.1 ? + chick	" " "		
Ex <i>Sonn. Bank.</i> F <sub>2</sub> 206.2 ♀ × 206.1 ♂			
F <sub>3</sub> 391.1 ♀	photo	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 1a ? + chick..	stuffed coll. HOUWINK		
— 2 ? +			
— 3 ♂ +			
— 3a + chick	stuffed coll. HOUWINK	complete as far as chick allows	
— 4 ♀ +			
— 4a + chick	stuffed coll. HOUWINK	"	
— 5 ♂ +	stuffed Leiden	complete	
— 6 ♀ +	" "	"	
— 7 ♂	photo	"	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 8 ♀ +	stuffed coll. HOUWINK	"	
— 8a ♀ + chick	" " "	complete as far as chick allows	
— 9 ♀ +	" " "	complete	
— 9a ? + chick	" " "	complete as far as chick allows	
— 10 ♂			"
— 11 ♂	photo	complete	} sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 12 ♀ +	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 13 ♀ +			
— 14 ♀ +			
— 15 ♂	photo	complete	} sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 16 ♀	"	"	
— 17 ♂	"	"	
— 18 ♀	"	"	
— 19 ? +			
— 20 ? +			
Ex <i>varius-Bankiva</i> PF <sub>1</sub> 211.8 ? × F <sub>1</sub> 196.2 ♂			
393.1 ? + chick	stuffed coll. HOUWINK	complete as far as chick allows	
Ex <i>varius-Bankiva</i> PF <sub>1</sub> 211.13 ♀ × F <sub>1</sub> 196.2 ♂			
PF <sub>1</sub> F <sub>1</sub> 395.1 ? +			
— 2 ? +			

Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere.
<i>Ex Partridge Bantam Son.</i> <i>Bank.</i> 272.3 ♀ × 272.2 ♂ 404.1 ♀			
<i>Silver Partridge Bantam</i> 192.2 ♀ × <i>Bank.</i> 201.1 ♂ F <sub>1</sub> 405.3 ♀	stuffed coll. HOUWINK		
<i>Bankiva</i> 201.9 ♀ × 201.1 ♂ F <sub>2</sub> 428.1 ♀ 428.2 ♀			
— 3 ♀ light colored	photo	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 4 ? +			
— 5 ? +			
— 6 ♀ light colored	photo	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
<i>Bankiva</i> F <sub>2</sub> 205.2 ♀ × 205.1 ♂ F <sub>3</sub> 503.1 ♂	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 2 ♂			
— 3 ♀			
— 4 ♀			
— 5 ♀			
— 6 ♂ +			
— 7 ♀			
— 8 ♀			
— 9 ? + chick	stuffed coll. HOUWINK	complete as far as chick ken allows	
— 10 ♂	photo	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 11 ?			
— 12 ♀	photo		sent to Mr. LEURING
— 13 ♀			
— 14 ♀			
<i>Bankiva</i> 201.16 ♀ × 201.21 ♂ 504.16—22	stuffed coll. HOUWINK	complete as far as chicks allow.	
<i>Bankiva Sonnerat</i> F <sub>2</sub> 276.12 ♀ × 276.11 ♂ F <sub>3</sub> 573.1 ♀	photo	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
<i>Bankiva-Sonnerat</i> F <sub>2</sub> 276.13 ♀ × 276.11 ♂ F <sub>3</sub> 574.1 ? +			

Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere.
— 2 ? + — 3 ? + — 4 ? + <i>Sonn. Bank. F<sub>3</sub> 391.11 ♀</i> × 391.6 ♂ <i>F<sub>4</sub> 578.1 ♂</i>	photo	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 2 ♀ <i>Sonn. Bank. F<sub>3</sub> 391.7 ♀</i> × 391.10 ♂ <i>F<sub>4</sub> 580.1 ♀</i>	photo	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 2 ? + — 3 ? + — 4 ? + <i>Sonn. Bank. F<sub>2</sub> 206.2 ♀</i> × <i>F<sub>2</sub> 282.1 ♂</i> <i>F<sub>3</sub> 604.1 ? +</i> <i>604.2 ♂ +</i> <i>604.3 ♂</i> <i>604.4 ♀</i> <i>Sonn. Bank. F<sub>4</sub> 580.1 ♀</i> × <i>F<sub>4</sub> 578.1 ♂</i> <i>F<sub>5</sub> 606.1 ? +</i> — 2 ? + — 3 ? + — 4 ? + — 5 ? + <i>Sonn. Bank. F<sub>2</sub> 276.9 ♀</i> × 276.1 ♂ <i>F<sub>3</sub> 607.1 ? +</i> — 2 ♂	stuffed coll. Leiden " " " " " "	complete " "	
— 3 ♂ + — 4 ♂ + <i>Bankiva F<sub>1</sub> 201.13 ♀</i> × <i>F<sub>2</sub> 202.6 ♂</i> <i>F<sub>1</sub>F<sub>2</sub> 612.1 ♂</i>	photo	complete	sent to Mr. LEURING (all alive March '23 except 612.4)
— 2 ♀ — 3 ♀ — 4 ♀	stuffed coll. Leiden	complete	



Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart	Animals sent elsewhere
<i>Bankiva</i> F <sub>3</sub> 503.12 ♀ × 503.10 ♂ F <sub>4</sub> 613.1 ? — 2 ♀ — 3 ♂	photo stuffed coll. Leiden	complete	sent to Mr. LEURING
<i>Bankiva</i> F <sub>2</sub> 428.3 ♀ × F <sub>3</sub> 220.5 ♂ F <sub>2</sub> F <sub>3</sub> 614.1 ? + — 2 ? + — 3 ♂ — 4 ♂	photo photo	complete complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23) "
<i>Bankiva</i> F <sub>2</sub> 428.6 ♀ × F <sub>3</sub> 220.5 ♂ F <sub>2</sub> F <sub>3</sub> 615.1 ♂ — 2 ♂			sent to Mr. LEURING
<i>Varius-bankiva</i> F <sub>1</sub> PF <sub>1</sub> P 197.2 ♀ × F <sub>1</sub> 196.2 ♂ F <sub>1</sub> PF <sub>1</sub> PF <sub>1</sub> 616.1 ♂ + chick	stuffed coll. HOUWINK	complete	
— 2 ♀ + "	" " "	complete as far as chick allows	
— 3 ♀ + "	" " "	"	
— 4 ♀ + "	" " "	"	
— 5 ♀ + "	" " "	"	
— 6 ♀ + "	" " "	"	
<i>Sonn. Bank.</i> F <sub>2</sub> 276.8 ♀ × F <sub>1</sub> <i>varius bank.</i> 196.2 ♂ <i>Sonn. Bank. varius</i> 691.1 ? — 2 ♂ — 3 ? + — 4 ? + — 5 ♀ + — 6 ♀ +	photo (bird eaten by pre datory animal) stuffed coll. Leiden " " "		(sent to Mr. LEURING)
<i>Sonn. Bank.</i> F <sub>2</sub> 276.10 ♀ × <i>Varius Bank.</i> F <sub>1</sub> 196.2 ♂ <i>Sonn. Bank. varius</i> 620.1 ♀	stuffed coll. Leiden	complete	
F <sub>3</sub> <i>S. B.</i> 391.6 ♀ × F <sub>1</sub> <i>S.</i> <i>B.</i> 206.1 ♂			

Name.	Photographs, Drawings or stuffed specimens:	Feather-chart.	Animals sent elsewhere.
<i>Sonn. Bank.</i> F <sub>3</sub> F <sub>2</sub> 632.1 ? + — 2 ? + — 3 ♂	photo	complete	sent to Mr. LEURING (alive March '23)
— 4 ♀ F <sub>3</sub> S. B. 391.7 ♀ × F <sub>2</sub> S. B. 206.1 ♂	photo	complete	"
<i>Sonn. Bank.</i> F <sub>3</sub> F <sub>2</sub> 633.1 ? + — 2 ? + — 3 ♀ + — 4 ? + — 5 ? + — 6 ? +			

CHAPTER III

WHAT IS *Gallus Bankiva* ?

According to BEEBE, this species can shortly be characterised as follows:

*Male.* Crown, neck and hackles golden brown to orange red, passing into straw color on the longer hackles. Mantle, smaller and greater coverts metallic green or purple. Scapulars, back and median wingcoverts dark marroon, shading into orange red on rump. Exposed parts of secondaries cinnamon. Tertiaries and tail metallic green. Lower parts black. Face and throat thinly feathered; a serrated comb and two gular wattles.

*Female.* Rusty red on head, shading into orange on neck and pale yellow on mantle with median black stripe. Upper parts reddish brown, finely mottled with black. Secondaries mottled with pale brown on outer webs. Fore neck chestnut. Rest of under-parts pale light red. Face thinly feathered, comb very small.

Range: North-Eastern and Central India, south through Siam, Cochin-China and the Malay Peninsula to Sumatra. Introduced into many other islands of the East-India's.

As for as we could ascertain, the only reason why BEEBE admits the

*bankiva's* in Sumatra, is because they are, there, accompanied by other pheasants. The bird is undoubtedly native in Java, at least there is no reason whatever to assume that it is not; the senior author has seen and shot many of them in the rain-woods of the eastern part of the island himself, where to all appearances they were indigenous.

As to the young birds, BEEBE gives the following description:

*Chick in down.* Head fawn-coloured or yellowish buff; a wide maroon or chocolate coronal patch, pointed in front and narrowly bordered with black. A dark brown line extends through the eye, and back over the ear-coverts. The dark crown is continued down the neck and over the back, but is split on *the sides of the lower back and rump by two wide creamy-buff lines*, these also outlined in black. Under-parts creamy-white, the breast sometimes deep buffy. Bill yellow; legs and feet, yellowish green.

*Juvenile plumage.* In this phase the neck- and rump-hackles of the male are short, and broader, with considerable variation, due to the earlier or later moult of the individual bird. The colours of these feathers are brighter and more distinct, the dark centres being larger, and the edges yellow, rather than orange. *The flight feathers and their coverts are dark cinnamon, mottled and finely vermiculated with black.*

Desirous to know, whether all *Bankiva's* confirmed to this description, the senior author applied to the kindness of Mr. PERCY R. LOWE of the Natural History Museum at South Kensington, who courteously examined the series of *Gallus bankiva*-cocks present in that Museum, for which we beg to offer our sincere thanks. The nature of the questions put to Mr. LOWE is apparent from his answer, which is here copied:

a) whether there are any cocks with the breast not pure black, but more or less mottled with brown

Answer — one from Raipur.

b) whether any have a black or blackish median stripe on the hackle feathers

Answer — 54 with, 14 without.

c) whether any cocks have small brownish feathers just above tarsus

Answer — 3 — one from E. Timor

„ „ Raipur

„ „ Burmah.



d) whether any cocks have violet instead of green gloss on tail or wing

Answer: 24 violet, 42 green.

As we had noticed crossbars on the wings of the hen 201.2 ♀ (the one bought by Mr. HOUWINK) and also on some *bankiva*'s present in the Leyden Museum, we again applied to Mr. LOWE's courtesy, sending him a secondary of a crossbarred and one of a vermiculated descendent of the imported *bankiva*'s and begging him to see whether all birds in the British Museum really were only „vermiculated" as BEEBE states to be the case in British India. The reply was, after BEEBE's positive statement, surprising; Mr. LOWE writes:

„I have been through our female examples of *Gallus bankiva*, noting carefully which had pure vermiculated secondaries and in which there was barring or indication of barring as also from what locality each sample came. I send you a list which I trust will resolve your doubts. (These doubts refer to our communication that we suspected a contamination of Mr. HOUWINK'S *bankiva*'s with *varius*- blood, *varius* having crossbarred wings). I have also examined chicks in down from the same point of view and I also send you a list of those, showing localities from which they came.

It is to be noted that no single one of the adult females examined showed such marked or clear barring as the feather you enclosed. In some it could only be said to be indicated. The most marked example came from Sumatra.

I had rather hoped, when I began, that the two categories (vermiculated and barred) would segregate geographically but they do not; for instance of two chicks from Cebu in the Philippines one is barred the other vermiculated".

The list, so kindly supplied by Mr. LOWE, has been arranged by us as follows:

Locality	Adults with vermicula- tions only	Adults with more or less barring	Vermicula- ted chicks	Barred chicks
Umballa	(2)	2		
Oudh	(1)			1
North India	(2)	2		
Central India	(1)		1	
Nepal	(4)	1	2	1

Locality		Adults with vermicula- tions only	Adults with more or less barring	Vermicula- ted chicks	Barred chicks
Darjeeling	(2)	1	1		
Sikhim	(7)	4	3		
Assam	(5)	3	2		
Burmah	(7)	4	2		1
Tongon	(1)	1			
Tenasserim	(6)	2	2	1	1
Yunnan	(1)	1			
Annam	(1)	1			
Cochinchina	(2)	2			
Malacca	(6)	3	3		
Sumatra	(1)		1		
Java	(1)		1		
Philippines	(10)	2	6	1	1
60 specimens		29	24	2	5

We see from this list, that of 53 adult hens 29 are pure vermiculated while 24 are more or less barred, while of 7 chicks 5 are barred and 2 are vermiculated. Analysing these results we find that:

Of 7 localities only 1 specimen was present; this was vermiculated in 3, barred in 4 cases; as one specimen can of course be but vermiculated or barred, this result would be explained if at those localities barred and vermiculated birds occurred in equal numbers.

Four localities are represented by 2 specimens; in three of these cases: Conchinchina, Umballa and North India, both were vermiculated, in the fourth: Darjeeling one was vermiculated, one barred.

Of 17 localities more than 2 specimens are present, and in *all* these cases vermiculated and barred specimens are represented.

The only possible conclusion is that vermiculated and barred hens, both, are of frequent occurrence within the „species” *Gallus bankiva*.

We do not think, that this would cause Mr. BEEBE any uneasiness; he would probably declare all deviations in the Musea from the form, which he considers as the type of the species, to be hybrids with domestic poultry.

On p 207 of his Vol. II BEEBE says:

„As I have emphasised in the course of narration of this species, the constant interchange of blood, the continued crossing of the wild red junglefowl with native birds, has brought an amount of variation in both habits and coloration which is unique among pheasants.”

But BEEBE's statements are not always so cautious as to enforce implicit faith. On another place he says that all four species will cross with one another and that the hybrids are more or less fertile among themselves. As a fact there is very little known about species-crosses within the genus *Gallus* and nothing of *lafayetti* with either of the other species, nor of *sonnerati* with *varius*.

It is very curious that BEEBE, who ascribes practically all variation of *Gallus bankiva* (see *Genetica* V p. 29) to crossing with domestic fowl and who says that all species of *Gallus* will cross with one another, still insists that all our domestic poultry has descended from *G. bankiva* and *G. bankiva* only, thus assuming an enormous variability of that species.

A priori it is very unlikely, considering the very different localities from which for instance both barred and unbarred hens in the British Museum are represented, that at all those places crossing with domestic poultry should have occurred to such an extent, that practically the whole wild *bankiva*-stock had become affected.

There is another reason to doubt this. All intercourse which BEEBE describes is by *bankiva*-cocks mating with domestic hens. The hybrid-chicks will consequently be nursed by the domestic hen and are not very likely to take to the jungle when adult and there infect the wild population, but will probably stay at home. We know that this is the case with the hybrids between domestic hens and *varius*-cocks in Java, so that, while it cannot be denied that visits of Junglecocks may introduce *bankiva*-blood into the domestic poultry of the native villages, there is but little chance that the reverse shall take place to any considerable extent.

*Gallus bankiva*, like any other Linnean species, evidently embraces a number of forms, among which, to mention peculiarities which are of importance in connection with this paper, cocks with a violet and such with a green gloss on tail or wing, cocks with a black and without a black median stripe on the hackles, and hens with and without cross-bars on the wing. Doubtless there are other differences within the limits of *Gallus bankiva*, so that the answer to the question put at the head



of this chapter, can be no other, than for any Linnean species whatever :

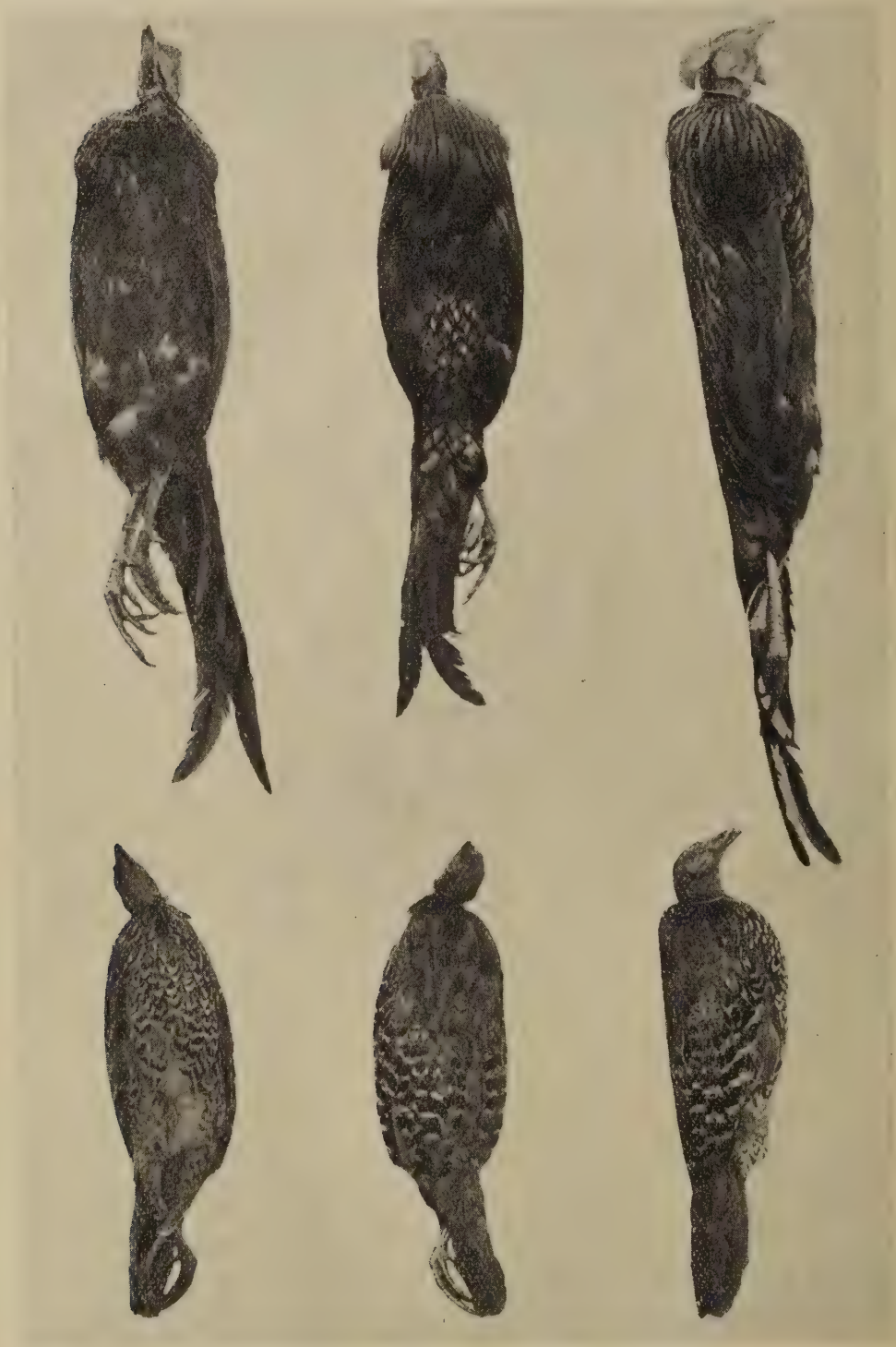
*Gallus bankiva* is a collection of individuals, which differ from one another, but less so than from those representatives of the genus *Gallus* which taxonomists unite to a group which they designate by another name.

Not satisfactory? To whom? To Nature or to the taxonomist?

(to be continued).

---

Plate IV

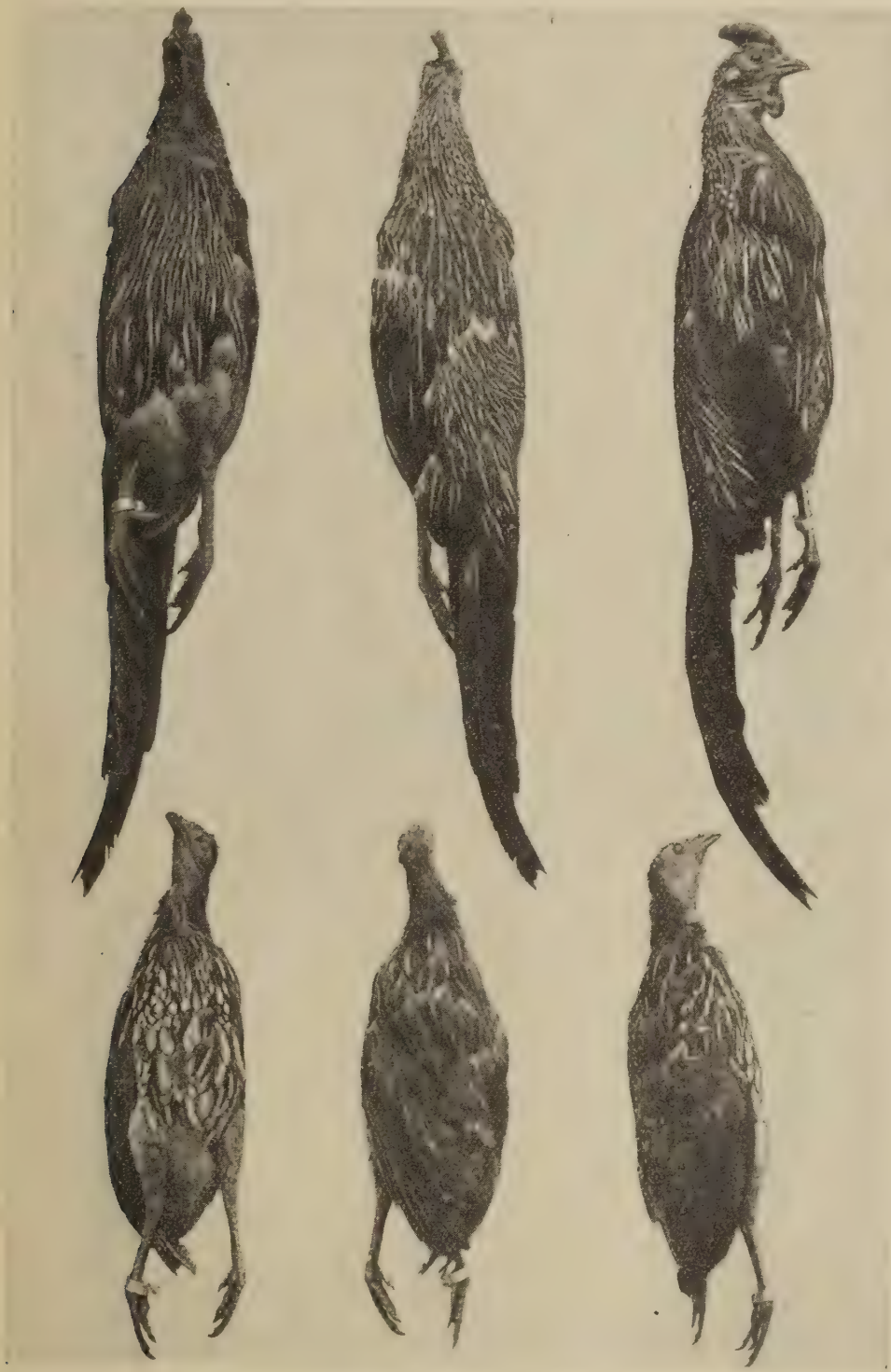


*Gallus lafayetti*

Cock: top row from left to right, ventral, dorsal and side-view

Hen: lower row from left to right, ventral, dorsal and side-view

Plate V



*Gallus Sonnerati*

Cock: top row from left to right, ventral, dorsal, and side-view  
Hen: lower row from left to right, ventral, dorsal, and side-view



## Plate VI

*Gallus varius*

Cock: top row from left to right, ventral, dorsal and side-view

Hen: lower row from left to right, ventral, dorsal and side-view

## DIE THEORIE DER RHEGMATYPIE

EIN WEG ZUR CHROMOSOMALEN ABLEITUNG DER KROSSVERERBUNG <sup>1)</sup>

Von HEINRICH PRELL — Tübingen

(Mit 4 Figuren und 2 Tabellen)

Die Erscheinungsweise eines jeden Organismus, sein Phaenotypus, wird bestimmt durch zwei Faktorenkomplexe, nämlich den Komplex der Erbfaktoren oder Gene, also den Genotypus, und den Komplex der Umweltfaktoren, also den Plastotypus. Genotypus und Plastotypus sind als Komplexe von Kräften immateriell und wirken nur durch oder mit einem materiellen Substrat; dies Substrat ist die „spezifische Artzelle“ des Organismus oder deren charakteristischer Anteil, also das Idioplasma <sup>2)</sup>.

Alles, was man von einem Organismus *sehen* kann, ist Phaenotypus, denn der Genotypus, ist ja etwas Immaterielles. Das bezieht sich naturgemäss nicht nur auf die äussere Gestalt, die gröbere Morphologie, sondern auch auf den inneren Aufbau, die feinere Morphologie. In konsequenter Durchführung dieser Überlegung gelangt man weiter zu dem Schlusse, dass das, was für den vielzelligen Organismus als Organismus zweiter Ordnung gilt, ebenso auch für die einzelne Zelle als Elementarorganismus gelten muss. Daraus ergibt sich dann weiter als eine Selbstverständlichkeit, dass auch die Erscheinungsweise des Kernes und der chromatischen Substanz einer Zelle nur ein Charakterzug des Phänotypus ist. Mit andern Worten ausgedrückt, besagt das also, dass Gestalt und Zahl der Chromosomen phänotypische Charaktere sind.

---

<sup>1)</sup> Die folgenden Erörterungen wurden im Wesentlichen 1920 niedergeschrieben als Teil einer umfassenderen Studie. Da es späterhin zweckmässiger erschien, die einzelnen Teile gesondert zu veröffentlichen, möge nun auch dieser Abschnitt in gekürzter Form den anderen folgen.

<sup>2)</sup> PRELL, H., Zur Begriffsbildung in der Phänogenetik. I. Teil. Zool. Anz., Bd. LIV, 1922, S. 218—244, II. Teil. Arch. f. Entw. Mech., Bd. LII, 1923, S. 460—479.

Ein solches Verhalten ist schon wiederholt angenommen worden. Es mag nur auf STOMPS hin gewiesen werden, welcher bei der Besprechung der besonderen Kernkonstitutionen gewisser *Narzissus*-Rassen zu dem Ergebnis kommt: „Es ist ein Artmerkmal, ob die Träger der erblichen Eigenschaften sich lang oder kurz darbieten werden, zahlreich sind oder nicht. Bald werden bei der Entstehung einer neuen Art zwei Chromosomen zu einem zusammentreten, bald werden umgekehrt gewisse Chromosomen eine Querteilung in kleinere erfahren. . . . Mit andern Worten die Chromosomenzahl kann ein Zwischenrassenmerkmal sein und darin braucht man kein Argument gegen die Regel der Chromosomenzahlkonstanz zu erblicken“ (S. 47).

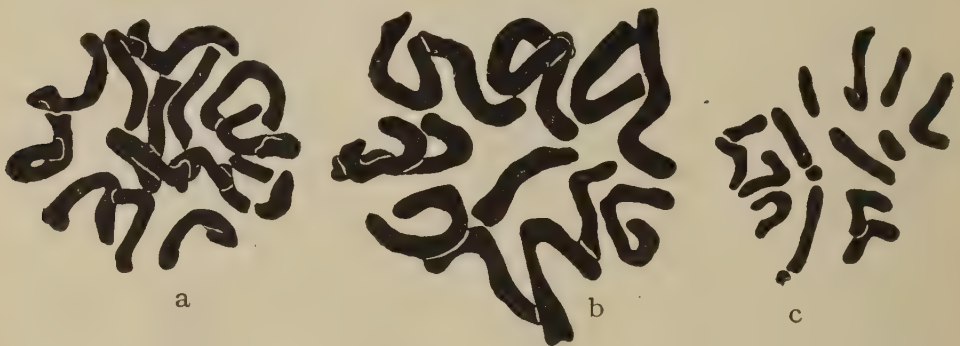


Abb. 1. Diploide Chromosomengarnituren von *Narzissus poeticus* (nach STOMPS 1919).

- a. Aequatorialplatte mit 16 Chromosomen von *f. Albion* (Aggregante?)
- b. Aequatorialplatte mit 14 Chromosomen von *f. Glory of Lisse* (normal).
- c. Tochterplatte mit 16 Chromosomen von *f. ornata* (Fragmentation).

Als Beleg für die tatsächliche Gültigkeit der hier zunächst einmal rein theoretisch gewonnenen Anschauung vom phänotypischen Charakter der Chromosomenzahl darf der von STOMPS beschriebene Fall von *Narzissus poeticus* mit 14 oder 16 Chromosomen in den Zellen des Diplonten herangezogen werden. Der Wechsel der Chromosomenzahl, der hier auftritt, kommt so zu Stande, dass jeweils ein besonderes kleines Chromosom mit einem besonderen grösseren zu einem einheitlichen Chromosom verschmelzen kann, oder umgekehrt, dass ein ursprünglich einheitliches Chromosom sich in ein grösseres und ein kleineres Teilstück zerlegen kann.

Bei *Narzissus* ist es nun mit Sicherheit beobachtet worden, dass nicht nur an der gleichen Pflanze, sondern sogar an der gleichen Wurzel <sup>1)</sup>,

<sup>1)</sup> Nach brieflicher Mitteilung von Herrn Prof. STOMPS.



beide Möglichkeiten realisiert sind. Hier gehören also die ungleich chromosomigen Zellen zur gleichen Person und finden sich, vererbungstheoretisch auf die Einzelzellen als Elementarindividuen bezogen, im gleichen Klon. Unter diesen Umständen dürfen sie als genotypisch gleich angesehen werden; sie gehören somit dem gleichen Biotypus an. Zeigen sie trotzdem verschiedenes Aussehen, so geht daraus nur hervor, dass sie plastotypisch verschieden sind. Bedingungen der Umwelt im weitesten Sinne sind also, welche eine Wandlung der Chromosomenzahl zur Folge haben; welcher Art diese Bedingungen sind, ist in diesem Falle nicht ersichtlich.

Anders liegen die Dinge bei weiteren Beobachtungen über Verschiedenheit der Chromosomenzahl. Untersuchungen von NAWASHIN an *Galtonia* und von TSCHERNOYAROW an *Najas* haben ähnliche Dinge auch bei diesen beiden Pflanzen festgestellt. Bei *Galtonia* handelt es sich um das Vorkommen von 16 und 18 Chromosomen in derselben Pflanze, bei *Najas* um 12 und 14 Chromosomen. Das Besondere ist hier, dass bei beiden Pflanzen die Chromosomenzahl, welche den höheren Wert repräsentiert, während der gewöhnlichen vegetativen Teilungen, etwa in der Wurzelspitze, sichtbar wird, während bei der Tetracytie der geringere Wert zu Tage tritt. Hier scheinen also intracelluläre Umweltsbedingungen, etwa vom Charakter eines Positionsreizes, den Wechsel zu bedingen und die Verschmelzung der Chromosomen zu veranlassen.



Abb. 2. Diploide Chromosomengarnituren von *Najas major* (nach TSCHERNOYAROW 1914).

- a. Kernplatte einer Zellteilung aus der Wurzelspitze mit  $12 + 2$  Chromosomen (Fragmentation).
- b. Kernplatte einer ersten (heterotypischen) Pollenreifungsteilung mit 6 Chromosomenpaaren (Syzygie).

Bei *Galtonia* sind noch feine Verbindungsfäden zwischen den „verschmelzbaren“ Chromosomen, dem Hauptchromosom und dem Tra-

bantenchromosom, zu beobachten, während bei *Narcissus* die verschmelzbaren Chromosomen in den vegetativen Zellen nur durch ihre Lage nahe bei einander ihre Zusammengehörigkeit erweisen, Verbindungsfäden wenigstens nicht mit Sicherheit nachzuweisen sind. Das Vorkommen solcher Verbindungsfäden darf vielleicht als Rest ehemals dauernd gewahrter Einheitlichkeit gelten. Dann wäre es auch wohl verständlich, dass gerade bei der Tetracytie, also bei einem mit dem Kernphasenwechsel zusammenhängenden und somit zum Geschlechtsvorgange gehörigen Vorgange eine Rückkehr zum ursprünglichen Zustande erfolgt. Ein konservatives Verhalten in Bezug auf Dinge, welche irgendwie die geschlechtliche Fortpflanzung betreffen, ist ja auch sonst in den verschiedensten Richtungen zu beobachten.

Dass auch sonst die Zerlegung von ursprünglich einheitlichen Chromosomen gelegentlich vorkommt, bedarf keiner besonderen Betonung. Erinnert sei nur an das Zerbrechen der Chromosomen in den somatischen Zellen, welches der Diminution bei *Ascaris* vorangeht. Auch hier zeigt das Soma die grössere Zahl der chromatischen Elemente gegenüber den Keimbahnzellen — wenn auch in diesem Falle nachträglich durch Degeneration solcher Elemente eine Restitution der ursprünglichen Verhältnisse unmöglich gemacht wird.

Häufiger sind die Erscheinungen, dass nicht innerhalb desselben Klo-

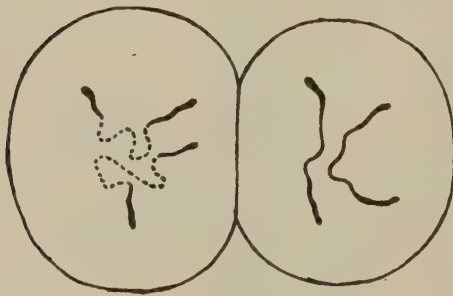


Abb. 3. Diploide Chromosomengarnituren des Zwei-Zellenstadiums von *Ascaris megalocephala univalens* (nach BOVERI).

Chromosomen der einen Zelle fragmentiert, der anderen Zelle (Keimbahnzelle) einheitlich.

mittelbar mit dem in Beziehung stehen, worauf es an dieser Stelle ankommt.

Festzuhalten ist jedenfalls die wohl einwandfrei erwiesene Tatsache, dass es Organismen giebt, bei welchen die Zahl der Chromosomen im

nes, sondern bei systematisch einander nahestehenden Organismen homologe Chromatinsubstanzen einheitlich oder zerlegt auftreten. Am bekanntesten dafür sind die chromosomalen Verhältnisse verschiedener *Drosophila*-Arten nach METZ. Auch bei *Oenothera*-Arten sind entsprechende Verhältnisse genauer untersucht worden (HANCE). Genauer darauf einzugehen ist vielleicht nicht erforderlich, da diese Fälle nur

Rahmen der Person oder des Zellklones deutlich wechselt, und ferner, dass sie beim Übergang von der vegetativen zur generativen Fortpflanzung oder umgekehrt sich ändert.

Der Wechsel zwischen beiden Zuständen des chromosomalen Apparates beruht auf zwei auch anderwärts schon beobachteten Vorgängen. Einerseits findet gleichsam ein Zerbrechen der ursprünglich grösseren Chromosomen statt, das in der üblichen Weise als *Fragmentation* bezeichnet werden soll. Andererseits findet eine Verschmelzung der so entstandenen Teilchromosomen oder Merochromosomen zu Vollchromoso-

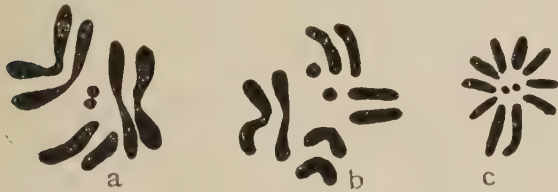


Abb. 4. Diploide Chromosomengarnituren verschiedener *Drosophila*-Arten (nach METZ 1914).

- a. *Drosophila amoena* mit 8 Chromosomen.
- b. *Dr. spec. C* mit 10 Chromosomen (ein Chromosomenpaar fragmentiert).
- c. *Dr. repleta* mit 12 Chromosomen (zwei Chromosomenpaare fragmentiert).

men oder Holochromosomen statt, wenn wieder die Phase der Meiose erreicht ist. Dieser Vorgang möge als *Syzygie* der Chromosomen bezeichnet werden, in Anlehnung an die Benennung für äusserlich ähnliche Bilder, welche bei Protozoen (polycystide Gregarinen) mit dem gleichen Namen belegt werden.

Der vielfach für solche Erscheinungen verwandte Ausdruck der Syndese sollte lieber vermieden werden und allein auf die Konjugation homologer Chromosomen Anwendung finden.

Fragmentation von Chromosomen und Syzygie von Chromosomen sind also zwei cytologisch einwandfrei nachgewiesene Vorgänge, welche das Erscheinungsbild eines normalen Chromosomenzyklus komplizieren können.

\* \* \*

Der Wechsel der phänotypischen Chromosomenzahl beim Uebergang vom merochromosomalen zum holochromosomalen Zustande kann naturgemäss auf die Verteilung der chromatischen Substanz während der Tetracytie dann einen gewissen Einfluss gewinnen, wenn irgendwelche Unregelmässigkeiten dabei vorkommen. Dafür lassen sich zwei verschiedene Möglichkeiten theoretisch erschliessen. Im einen Falle handelt es sich um die Möglichkeit, dass sich bei der Reduktion individuell Verschiedenheiten in Bezug auf das Bestehen von Fragmentation oder das Bestehen von Syzygie zwischen den verschiedenen Gonocyten dersel-



ben Person, oder mit anderen Worten Verschiebungen im zeitlichen Verhältnis von Syzygie und Tetracytie, einstellen. Im anderen Falle handelt es sich um die Möglichkeit, dass bei durchweg zum Abschluss gelangter Syzygie doch Verschiedenheiten in der Art der Syzygie auftreten.

Die Möglichkeit der *ungleichzeitigen Syzygie* der Chromosomen, also die Möglichkeit dass sich individuelle Verschiedenheiten im Zeitpunkte an welchem die Verschmelzung zwischen den Merochromosomen erfolgt oder bis zu dem sie erhalten bleibt, einstellen, und dass die Syzygie der Merochromosomen in Kollision gerät mit den Vorgängen der Tetracytie, möge zunächst betrachtet werden.

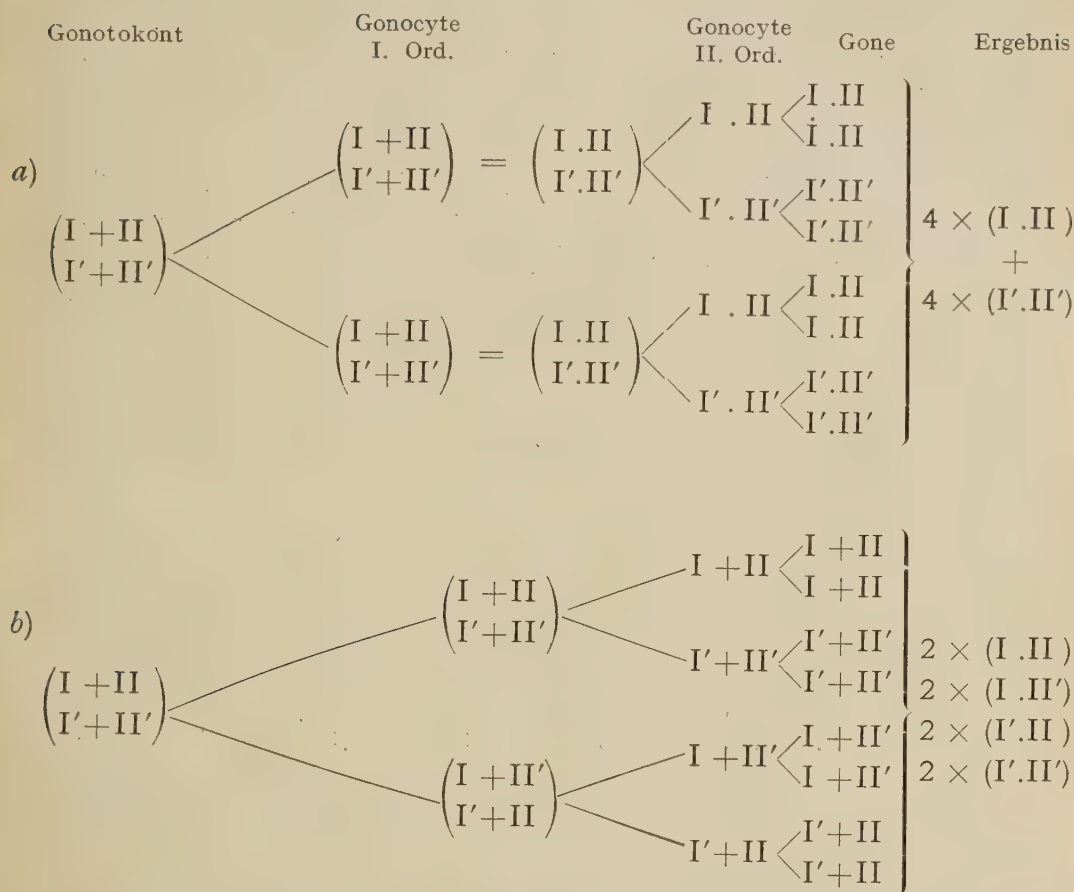
Es wäre also dabei auszugehen von der These, dass zu Beginn der Tetracytie in einem Teil der Zellen die Merochromosomen zu Holochromosomen vereinigt seien, in einem anderen Teile aber nicht. Die dabei in Betracht kommenden Verhältnisse lassen sich an der Hand eines Beispielen leicht überblicken. Der Einfachheit halber sei, wie das auch in den eingangs genannten Beispielen aus der botanischen Cytologie der Fall war, das Vorhandensein von nur einem zweigeteilten Chromosom angenommen, während die übrigen auch während der vegetativen Teilungen einheitlich in Erscheinung treten mögen. Bei dem für die Ableitung der Vorgänge angenommenen Fall sei daher davon ausgegangen, dass abgesehen von den übrigen Chromosomen ein Paar von Holochromosomen vorhanden sei, welches die Fähigkeit besitzt, in zwei Paare homologer Merochromosomen, zu zerfallen; diese beiden Paare von Merochromosomen seien als I und I' bzw. II und II' bezeichnet.

Es lassen sich nun theoretisch zwei verschiedene Möglichkeiten des zeitlichen Verhältnisses von Syzygie und Tetracytie ableiten.

Bei rechtzeitigem Zusammentreten der Merochromosomen vor der Tetracytie werden die Teile der vorher fragmentierten Chromosomen während der Reduktion gemeinsam verteilt werden. Danach würde also der Verlauf der cytologischen Vorgänge der sein, welcher in Schema Ia wiedergegeben ist.

Bei verspätetem Zusammentreten der Merochromosomen, also praktisch bei Fortbestehen einer Fragmentation, würde eine getrennte Verteilung der Merochromosomen bei der Reduktion erfolgen können, und es ist für das Resultat völlig belanglos, ob nach der Reduktion die Verschmelzung noch eintritt, oder ob sie ganz ausbleibt. Als Typus sei das Verhalten bei Präreduktion gewählt, da dieser Modus der Meiose ja an-

## Schema I.



scheinend allgemein und insbesondere bei pflanzlichen Organismen vorherrschend ist; die Trennung der Merochromosomen müsste hier zum mindesten bis nach Ablauf der ersten Tetracytieteilung gewahrt bleiben. Das Resultat eines solchen Verhaltens sei ebenfalls in Tabellenform ausgedrückt (Schemba Ib).

Vergleicht man die beiden Resultate (Schema Ia und Ib) mit einander im Hinblick auf das Vorkommen der Merochromosomen in den entstehenden Zellen, so findet man im ersten Falle je 4-maliges Auftreten von  $(I + II)$  und  $(I' + II')$ , im zweiten Falle je 2-maliges Auftreten von  $(I + II)$ ,  $(I + II')$ ,  $(I' + II)$  und  $(I' + II')$ .

Nimmt man nun an, dass Unregelmässigkeiten im zeitlichen Verlaufe der Syzygie stattfinden, so müssen beide Arten des Verhaltens nebeneinander vorkommen. Finden aber beide Arten der Reduktion, also mit und ohne vorangegangene Syzygie bei derselben Pflanze nebeneinander statt, so werden sich reichlicher Zellen mit den Merochromosomenkom-

binationen (I + II) und (I' + II') unter den durcheinandergemengten Gonen oder Gameten finden, als solche mit den Kombinationen (I + II') und (I' + II). Das Zahlenverhältnis beider Gruppen von Gonenarten (Gametenarten), bzw. der verschiedenen Gonen (Gameten) im Gesamtergebnis hängt dann ab von der relativen Häufigkeit der verzögerten oder beschleunigten Syzygie bzw. der beiden dadurch bedingten Formen der Reduktion. Es lässt sich dabei durch Variierung der Häufigkeitsverhältnisse der beiden Reduktionsformen eine vollständige Reihe der Werte für die Häufigkeitsverhältnisse der entstehenden Gameten zusammenstellen.

Frühere Syzygie    Spätere Syzygie		Gametenverhältnis						
		(I+II) : (I+II') : (I'+II) : (I'+II')						
0 . . . . .	2 . . . . .	1	:	1	:	1	:	1
1 . . . . .	2 . . . . .	2	:	1	:	1	:	2
2 . . . . .	2 . . . . .	3	:	1	:	1	:	3
3 . . . . .	2 . . . . .	4	:	1	:	1	:	4
4 . . . . .	2 . . . . .	5	:	1	:	1	:	5
n-1 . . . . .	2 . . . . .	n	:	1	:	1	:	n
∞ . . . . .	2 . . . . .	1	:	0	:	0	:	1

Auf Grund einer cytologischen Annahme haben sich hier Resultate über das Zahlenverhältnis von Gameten ergeben, welche nicht unerheblich von der Norm abweichen.

Der Wechsel in der phänotypischen Chromosomenzahl kann nun auch dann eine grössere Bedeutung erlangen, wenn sich beim Uebergang zur Tetracytie eine *ungleichartige Syzygie* der Chromosomen einstellt. In diesem Falle wird es sich also darum handeln, dass die verschmelzungsfähigen oder verschmelzungsbedürftigen Chromosomen in verschiedener Weise miteinander verschmelzen.

Es ist selbstverständlich, dass die Annahme einer Verschiedenheit im Verschmelzungsvorgange der Merochromosomen zu Holochromosomen nicht gleich eine vollkommene Freizügigkeit der Syzygie mit sich bringt. Unter Verschiedenheit der Syzygie ist vielmehr weiter nichts zu verstehen, als die Möglichkeit, dass die zu einem Holochromosom zusammentretenden Merochromosomen nicht, wie man erwarten sollte, aus der gleichen Chromosomengarnitur stammen, sondern dass etwa eines der Merochromosomen durch sein Homologon aus der anderen Chromosomengarnitur ersetzt sein kann.



Als Beispiel zur Ableitung der in Betracht kommenden Möglichkeiten diene wiederum der schon früher benutzte angenommene Fall eines heterozygoten Organismus mit einem fragmentierten Chromosomenpaare. Dieses Chromosomenpaar, welches weiterhin allein berücksichtigt zu werden braucht, sei bei den somatischen Zellen in zwei Paar Merochromosomen zerlegt, und zwar seien wieder I und II die Merochromosomen des einen Holochromosoms, I' und II' die homologen des anderen.

Bei der vegetativen Aequation werden Holochromosomen und Merochromosomen völlig gleichartig geteilt. Erst beim Annähern der Tetracytie tritt als Komplikation die Syzygie auf. Diese wird mühelos und ohne Besonderheiten dann erfolgen, wenn die zusammengehörigen Merochromosomen noch durch kurze feine Fäden miteinander verbunden sind. Fehlt die fädige Verbindung dagegen, so beruht die Syzygie mehr oder weniger ausschliesslich auf der gegenseitigen Attraktion der zusammengehörigen Merochromosomen. Unter den Umständen ist es dann wohl denkbar, dass bei entsprechender Lagerung der Merochromosomen gelegentlich eine falsche Vereinigung stattfindet, dass also statt der Verschmelzung von I und II, sowie I' und II', eine solche von I und II', sowie von I' und II eintritt. In diesem Falle wäre statt der „richtigen“ eine gleichsam „nebensaus geratene“ Syzygie erfolgt.

## Schema II.

	Gonocyte I. Ord.	Gonocyte II Ord.	Gone	Ergebnis
a)	$\begin{pmatrix} I + II \\ I' + II' \end{pmatrix} =$	$\begin{pmatrix} I . II \\ I' . II' \end{pmatrix}$	$\left\{ \begin{array}{l} I . II < I . II \\ I' . II' < I' . II' \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 2 \times (I . II) \\ 2 \times (I' . II') \end{array} \right\}$
b)	$\begin{pmatrix} I + II' \\ I' + II \end{pmatrix} =$	$\begin{pmatrix} I . II' \\ I' . II \end{pmatrix}$	$\left\{ \begin{array}{l} I . II' < I . II' \\ I' . II < I' . II \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 2 \times (I . II') \\ 2 \times (I' . II) \end{array} \right\}$

Der weitere Verlauf der Gonenbildung würde dann ganz in der normalen Weise erfolgen. Das Resultat wären relativ zahlreiche Gonen

von dem Typus, welcher bei der normalen Syzygie entsteht, und relativ wenige von dem Typus, welcher der abnormen Syzygie seine Entstehung verdankt. Neben zahlreicheren Gonon mit einer eltergleichen Zusammensetzung der Chromosomen, wären also spärlichere mit einer elterungleichen Zusammensetzung der Chromosomen zu erwarten. Das zahlenmässige Verhältnis der entstehenden Gonontypen und seine Abhängigkeit von den beiden verschiedenen Typen der Syzygie lässt sich aus der Tabelle ohne weiteres ablesen.

	„Normale“ Syzygie	„abnorme“ Syzygie	Gametenverhältnis			
			(I+II)	(I+II')	(I'+II)	(I'+II')
1 . . . . .	1 . . . . .	1	:	1	:	1
2 . . . . .	1 . . . . .	2	:	1	:	1
3 . . . . .	1 . . . . .	3	:	1	:	1
4 . . . . .	1 . . . . .	4	:	1	:	1
n . . . . .	1 . . . . .	n	:	1	:	1
∞ . . . . .	1 . . . . .	1	:	0	:	0

Wiederum hat eine zytologische Annahme zur Ableitung von Gononverhältnissen geführt, welche von den normalen MENDEL'schen erheblich abweichen und mit den vorher schon abgeleiteten äusserlich übereinstimmen.

\* \* \*

Zwei verschiedene cytologisch denkbare Wege haben jetzt zu dem gleichen Resultat geführt, nämlich dazu, dass gelegentlich das chromatische Material eines Diplonten in verschiedener Form auf die Haplonten verteilt wird, und dass die entstehenden Haplonten in ungleicher Häufigkeit gebildet werden. In beiden Fällen lautet die allgemeine Chromosomenformel der Haplonten im Hinblick auf das fragmentierte Chromosom:

$$(I + II) : (I + II') : (I' + II) : (I' + II') = n : 1 : 1 : n.$$

Denkt man sich nun auf den Merochromosomen Anlagen gelagert, welche in einem Erbgang auf ihr Verhalten analysiert werden können, also etwa A auf I, B auf II, a auf I' und b auf II', so gelangt man zu dem Häufigkeitsverhältnis der entstehenden Haplonten nach den Anlagen:

$$AB : Ab : aB : ab = n : 1 : 1 : n$$

Dieses Häufigkeitsverhältnis ist aber gerade dasjenige, welches bei den verschiedenen von BATESON, MORGAN und anderen ermittelten Arten der *Krossvererbung*, als Voraussetzung für die Ableitung der beobachteten Phänotypenverhältnisse angenommen werden musste.

Ausgehend von einem objektiven cytologischen Befunde, wie ihn die Narcissenstudien von STOMPS und entsprechende Beobachtungen anderer Autoren boten, sind wir also auf theoretischem Wege zu Resultaten gelangt, welche als cytologische Basis für die Krossvererbung dienen können. Das Entscheidende dabei war die Auswertung des objektiv schon vorher ermittelten Wechselspiels zwischen Fragmentation von Chromosomen und Syzygie der Teilstücke. Im Hinblick auf das entscheidende Verhalten, die Neigung der Chromosomen, gleichsam zu zerbrechen, darf der so ermittelte Weg für die Bildung ungleicher Chromosomenverhältnisse und Gametenverhältnisse als *Theorie der Rhegmatypie* <sup>1)</sup> bezeichnet werden.

In welcher Form die Theorie der Rhegmatypie Anwendung finden mag, ist von Fall zu Fall zu ermitteln. Cytologisch muss sich ja nachweisen lassen, ob die Zahl der Chromosomen bei der Tetracytie wechselt oder nicht, ob also der erste Fall stattfindet oder nicht. Ob dagegen der zweite Fall in Betracht kommt, lässt sich naturgemäss nur vermuten, denn wenn beim Übergang einer grösseren somatischen zu einer kleineren tetracytären Chromosomenzahl eine Verschmelzung eintritt, kann man nicht erkennen, aus welchen elterlichen Garnituren die verschmolzenen Teilstücke stammen.

Mit der *Theorie der Rhegmatypie* tritt also ein zweiter Weg zur Erklärung der Krossvererbung auf, während gewöhnlich die Theorie der *Chiasmatypie* allein als möglicher Weg angesehen wird. Es ist daher eine Gegenüberstellung beider Theorien noch erforderlich.

Die Chiasmatypie in der Form, wie sie von der MORGAN'schen Schule gefasst wird, geht davon aus, dass während der synaptischen Phänomene im Stadium des Strepsinema die zur Doppelspirale zusammengedrehten Chromosomenpaare verkleben und dann in falscher Verbindung wieder auseinanderreißen. Der Zeitpunkt dieses Vorganges erscheint durch die Untersuchungen von *Plough* ziemlich gesichert. Der Ort der Verklebung, also zugleich des Austausches, ist rein vom Zufall abhängig und kann an beliebigen Stellen des Chromosoms

<sup>1)</sup> PRELL, H., Die Grundtypen der gesetzmässigen Vererbung. Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. XX, 1921, S. 289—297 (294).



liegen, während bei der Rhegmatypie nur wenige Austauschpunkte, zum Beispiel nur einer, in Gestalt der Fragmentationspunkte in Betracht kommen.

Auf der zufallsbestimmten Lage des Austauschpunktes beruht das ganze Gebäude der MORGAN'schen Lokalisationstheorie. Die gegenseitige Stützung durch das Verhalten verschiedener Faktoren, welche die Lokalisationstheorie immer wieder findet, macht es fast unmöglich, die MORGAN'sche Chiasmotypie-auffassung abzulehnen. Es ist jedenfalls bisher nicht ersichtlich, wie man sonst sich mit den Daten, welche auf Grund von Vererbungsversuchen angegeben wurden, abfinden soll. GOLDSCHMIDT's Theorie von der Enzymaufnahme in ein gegebenes Stütssystem, die vielleicht noch am besten einen neuen Weg weisen würde, begegnet wenigstens in den Erscheinungen der Interferenz ernstern Schwierigkeiten. Weniger bedeutungsvoll ist es, dass die MORGAN'sche Auffassung der Chiasmotypie nicht ganz mit dem übereinstimmt, was JANSSENS als Cytologe festgestellt hatte. JANSSENS beschrieb wohl die Überkreuzung von Chromosomen und das Auftreten von Bruchstellen an den Kreuzungspunkten. Den Austausch von Chromosomenstücken an solchen Stellen glaubte er auch sicher erkannt zu haben. Das deckt sich aber nicht ganz mit MORGAN's Ansichten, denn JANSSENS hatte spätere Stadien der synaptischen Phänomene dabei im Auge. Ob man daraus einen entscheidenden Unterschied der Auffassung ableiten darf, mag dahin gestellt bleiben. Da JANSSENS selber nicht darauf eingegangen ist, dürfte seine Zustimmung zur Umgestaltung seiner Theorie der Chiasmotypie daraus zu erschliessen sein.

Das *Charakteristische der Theorie der Chiasmotypie* ist also in jedem Falle, dass *nach* der Bildung der Chromosomen, welche in die Meiose eingehen sollen, ein Materialaustausch zwischen ihnen stattfindet.

Das *Charakteristische der Theorie der Rhegmatypie* ist demgegenüber dass vor oder *bei* der Bildung der Chromosomen, welche in die Meiose eintreten sollen, eine bestimmte, für die Haplontenbildung entscheidende Verteilung des chromosomalen Materiales erfolgt.

Aus diesem Grund halte ich eine Trennung beider Anschauungsweisen für berechtigt und erforderlich. Es bedarf aber keines besonderen Hinweises, dass es ganz verfehlt sein würde, daraufhin nun eine Entscheidung zu verlangen, ob man die eine oder die andere der beiden Theorien allein gelten lassen will. Angesichts der grossen Verschiedenheiten der Organismen in ihrem Verhalten bei der Meiose erscheint es

keineswegs erforderlich, dass nun für den Faktorenaustausch, welcher durch Austausch von Chromosomenteilen bedingt wird, nur ein einziger Modus angenommen werden soll. Es ist vielmehr zu vermuten, dass verschiedene Organismen sich verschieden verhalten, und dass in einem Falle der eine Modus, im anderen Falle der andere stattfindet. Zu Gunsten dieser Ansicht spricht einerseits das Verhalten von *Drosophila* nach MORGAN und seiner Schule, das wie erwähnt nur unvollkommen oder garnicht durch Rhegmatypie erklärbar zu sein scheint, und andererseits das Verhalten von Schmetterlingen, wie es SEILER darstellt, welches geradezu als Beweis für die Rhegmatypie angesehen werden kann.

Wenn nun Rhegmatypie und Chiasmatypie als zwei Wege gelten sollen, welche unabhängig voneinander eingeschlagen werden können und nur, fast zufällig, zu demselben Ziele führen, so ist mit der Möglichkeit zu rechnen, dass beide auch gelegentlich nebeneinander auftreten können. Ob diese Möglichkeit sich realisieren lässt, muss dahingestellt bleiben. Vielleicht darf aber auf eine Gruppe von Vorgängen hingewiesen werden, welche doch in dieser Richtung zu denken geben. Bekanntlich wurde bei *Drosophila* auf Grund von Erbliehkeitsverhältnissen angenommen, dass gelegentlich Stücke von Chromosomen verloren gehen können. Bei *Tettigidea* ist auch tatsächlich ein derartiger Verlust durch das mikroskopische Bild wahrscheinlich gemacht. Die Gegenseite dazu, nämlich die Beobachtung, dass Chromosomenstücke überzählig in normalen Garnituren auftreten, ist wiederholt beschrieben worden, insbesondere bei *Oenothera*-Arten. Diese Erscheinungen der *Aggregation*<sup>1)</sup>, mögen sie nun als positive Teilaggregation (*duplication*) oder als negative Teilaggregation (*deficiency*) auftreten, setzen voraus, dass vorher ein Zerbrechen der Chromosomen erfolgt ist. Ohne ein solches Zerbrechen, allein durch die Vorgänge, welche den Faktorenaustausch nach dem Schema der Chiasmatypie erklären sollen, scheint jedenfalls die Teilaggregation nicht erklärbar zu sein. Wenn aber erst einmal irgendwie das Vorkommen von Fragmentation nachgewiesen ist, so muss es auch weiterhin berücksichtigt werden. Vielleicht ist es auf diesem Wege möglich, Störungen in den normalen Krossungsverhältnissen auf eine brauchbare Basis zu stellen.

---

<sup>1)</sup> PRELL, H., Die Biotypenbildung durch Anlagenumordnung und der Begriff der Mutation. Arch. f. Entw. Mech., Bd. LI., 1922, S. 1—23.

## ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Aussehen der Chromosomen gehört zu den phänotypischen Charakteren eines Organismus; die Chromosomen können daher unabhängig vom Genotypus in ihrer Gestalt und Gliederung wandelbar sein.

2. Es giebt Organismen, bei welchen die Chromosomenzahl während der somatischen Teilungen und der meiotischen Teilungen verschieden ist. Der Grund dafür liegt darin, dass die Chromosomen durch Fragmentation sich zahlenmässig vermehren, durch Syzygie zahlenmässig vermindern können, ohne dass eine quantitative Aenderung des gesamten Chromosomenschatzes dadurch bedingt würde.

3. Das Wechselspiel von Fragmentation und Syzygie kann für die Verteilung der chromatischen Substanz und damit auch für die Vererbung grosse Bedeutung gewinnen.

4. Findet vor der Tetracytie eine Verschmelzung der durch Fragmentation entstandenen Merochromosomen zu Holochromosomen statt, so können Teilstücke eines Partners durch homologe Teilstücke des anderen Partners ersetzt werden. Es findet also ein Austausch von Chromosomenteilen eines Paares durch *ungleichartige Syzygie* statt.

5. Ist das Auftreten der Syzygie von plastotypischen Faktoren abhängig, so kann beim gleichen Organismus vor der Reduktion bald eine Syzygie erfolgen, bald ausgeblieben sein. Es findet dann eine abweichende Art der Chromosomenverteilung infolge von *ungleichzeitiger Syzygie* statt.

6. Ungleichartige Syzygie und ungleichzeitige Syzygie können zur Entstehung von Gametenverhältnissen führen, welche mit den von der Krossvererbung vorausgesetzten übereinstimmen.

7. Die Ableitung des für die Krossvererbung erforderlichen Gametenverhältnisses durch Fragmentation ist als *Rhegmatypie* von der sonst angenommenen Chiasmotypie zu unterscheiden.

8. Rhegmatypie und Chiasmotypie sind zwei verschiedene Wege der morphologischen Erklärung für die Krossvererbung, welche sich gegenseitig keineswegs ausschliessen, und welche vielleicht sogar nebeneinander vorkommen können.

---



# DER VERERBUNGSTHEORETISCHE CHARAKTER DER PARTHENOGENESE

Von

HEINRICH PRELL

Tübingen

(Mit 8 Figuren)

Die Erscheinung der Parthenogenese hat in den letzten Jahren zu wiederholten Malen eine zusammenfassende Darstellung erfahren. Insbesondere darf an das wertvolle Werk WINKLER'S über die Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche (1920) erinnert werden, in welchem die wesentlichsten Daten über das ganze Gebiet in übersichtlicher Form wiedergegeben sind. Aus naheliegenden Gründen wurde bei solchen Erörterungen der Gesichtspunkt des morphologischen Verhaltens in den Vordergrund gestellt. Die Einstellung des allgemeinen Interesses auf Fragen der Vererbung legt es nun nahe, auch im Hinblick darauf die Parthenogenese und ihre Formen zu erörtern. Um diese Aufgabe in Angriff nehmen zu können, ist es erforderlich, ziemlich weit auszuholen und für das Wesentliche erst eine Basis zu schaffen.

## DER BEGRIFF DER PARTHENOGENESE

Bei den höheren Tieren kann man ziemlich durchgängig das Vorkommen zweier Geschlechter unterscheiden. Eine Fortpflanzung der Tiere kann dann in der Regel nur stattfinden, wenn ein männliches Tier mit einem weiblichen Tiere sich vereinigt, und diesen Vorgang der geschlechtlichen Vereinigung bezeichnet man als Begattung. Unter Umständen erfolgt durch die Begattung eine mehr oder weniger tiefgreifende morphologische Umänderung des Weibchens (Defloration, Anbringung eines „Begattungszeichens“ u. s. w.). Man unterschied daher die begatteten von den unbegatteten Weibchen und bezeichnete die unbegatteten Weibchen als jungfräulich.

Gelegentlich konnte nun die Beobachtung gemacht werden, dass auch unbegattete Weibchen zur Fortpflanzung schritten. In solchen Fällen sprach man dann von einer Jungfernzeugung oder einer Parthenogenese. Im Anschluss an diese Entstehung des Begriffes würde man also nur sagen können: Parthenogenese ist Fortpflanzung ohne Begattung.

Diese ursprüngliche Definition reicht nicht vollkommen aus. Es gibt noch eine grosse Zahl von Möglichkeiten der Fortpflanzung, welche man niemals als Parthenogenese bezeichnen würde, obwohl bei ihnen keine Begattung stattfindet. Darauf wurde man aufmerksam, als man die Fortpflanzungsverhältnisse auch niederer Tiere mit in Rechnung stellte, bei welchen eine vegetative Fortpflanzung durch Teilung, Knospung oder Gonenbildung vorkommt. Das Charakteristische einer Parthenogenese muss also in anderer Richtung gesucht werden. Das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung höherer Tiere beruht nun nicht auf der Begattung, sondern vielmehr, wie wir jetzt wissen, auf einem zytologischen Vorgange, der Verschmelzung zweier spezifischer Geschlechtszellen. Eine meist sehr kleine männliche (arrhenophäne) Geschlechtszelle oder Samenzelle verschmilzt mit einer meist grösseren weiblichen (thelyphänen) Geschlechtszelle oder Eizelle. Diesen Vorgang bezeichnet man als Befruchtung. Da die Begattung nur ein Mittel ist, um die Befruchtung zu ermöglichen, das Ausbleiben der Befruchtung einer Eizelle durch eine Samenzelle vor der Entwicklung eines neuen Individuums aber das Charakteristische für die Jungfernzeugung gegenüber der normalen Elterzeugung ist, so können wir jetzt besser sagen:

*Parthenogenese ist Eientwicklung ohne Befruchtung durch Samen.*

Diese Definition meint dasselbe, wie die ursprünglich gegebene und stellt nur eine sachlich richtigere Fassung derselben dar. Sie kann und muss als Grundlage des weiteren dienen. Ein Rütteln daran sollte unbedingt vermieden werden. Alle Versuche, welche von botanischer oder protistenkundlicher Seite gemacht wurden, diese Definition durch andere Fassungen zu ersetzen, führen letzten Endes zu Missverständnissen. Er ist vielmehr zweckmässig, nicht durch Änderung der Definition sondern durch Gliederung des darunter zusammengefassten Tatsachenmaterials die Übersicht zu fördern.

Das Wesen der Parthenogenese beruht also nach diesen Überlegungen auf dem Zusammentreffen zweier Vorbedingungen. Einerseits handelt es sich dabei um die Entstehung eines neuen Organismus aus einer

einzelnen Zelle; damit fügt sich die Parthenogenese den Erscheinungen der Fortpflanzung durch Gonenbildung ein. Andererseits muss diese Ausgangszelle den Phänotypus einer weiblichen Geschlechtszelle, also eines Eies besitzen; damit unterscheidet sich die Parthenogenese von anderen Arten der Gonenbildung, insbesondere von der Apogamie oder Sprösslingsbildung aus beliebigen einzelnen Körperzellen (WINKLER 1907), welche nicht den Charakter von Eizellen besitzen. Durch diese letztgenannte Vorbedingung, nämlich dass es sich um die Entwicklung aus einer Eizelle handle, ist eine engere Beziehung der Parthenogenese zur geschlechtlichen Fortpflanzung geschaffen; auf diese muss daher zunächst kurz eingegangen werden.

#### GAMIE UND MIXIS

Ganz allgemein bezeichnet man den augenfälligsten Vorgang bei der Befruchtung, die Zellverschmelzung, als eine *Gamie* (RENNER, 1916). Damit ist aber nur einem Teil der zu berücksichtigenden Erscheinungen Rechnung getragen. Eine sorgfältige zytologische Untersuchung der Vorgänge bei der Befruchtung führte zu einer wesentlichen Vertiefung der Kenntnisse darüber.

Die Befruchtung beruht nicht bloss auf einer Zellverschmelzung, sondern zugleich damit erfolgt auch eine Kernverschmelzung. Diese Kernvereinigung bezeichnet man kurz als *Mixis*. Der Ausdruck knüpft sich an WEISMANN's Begriff der Amphimixis an, unter welchem er die Vermischung zweier Keimplasmen, wie sie nur durch Kernverschmelzung möglich ist, verstand, und wurde wohl zuerst von MAIRE (1902) in dieser kürzeren Form angewandt.

Die *Gamie* kann nun in ausserordentlich mannigfaltiger Weise erfolgen, und dementsprechend unterscheidet man dabei sehr viele verschiedene Möglichkeiten. Es kann hier nicht Aufgabe sein, einen erschöpfenden Ueberblick über alle Formen der *Gamie* zu geben, welche schon unterschieden worden sind. Es möge vielmehr genügen, nur die wichtigsten Typen hervorzuheben.

Am gebräuchlichsten ist die Gliederung der *Gamie* nach dem morphologischen Verhalten der beiden Partner. Zunächst findet dabei das Aussehen der Partner Berücksichtigung. So spricht man von Isogamie, wenn beide Partner morphologisch übereinstimmen; Anisogamie bezeichnet die Erscheinung, dass sie entweder nur wenig von einander ab-



weichen (Anisogamie i. e. S.) oder dass sie in männliche Gameten vom Typus beweglicher Spermatozoiden bzw. unbeweglicher Spermatosomen und weibliche Gameten, also Eier, differenziert sind (Oogamie). Noch in anderer Richtung wurde die morphologische Differenzierung berücksichtigt. So bezeichnet man es als Gametogamie, wenn die Gamie zwischen Zellen stattfindet, welche speziell zur Verschmelzung bestimmt sind. Dabei kann es sich dann im Besonderen um die Verschmelzung eigentlicher Gameten handeln (Gametogamie i. e. S.) oder um die Verschmelzung ganzer Gametengruppen (Gametangiogamie). Als Hylogamie wird es bezeichnet, wenn eine typische Geschlechtszelle mit einer somatischen Zelle verschmilzt. Somatogamie bezeichnet schliesslich die Verschmelzung zweier somatischer Zellen; ausser der Vereinigung von Körperzellen (Pseudoapogamie) muss man hierher wohl auch die Verschmelzung von Plasmodien (Plasmodiogamie) rechnen. Das Fehlen von morphologisch differenzierten Gameten kann übrigens als Apogametie (RENNER, 1916) noch besonders betont werden <sup>1)</sup>.

Wesentlich bedeutungsvoller ist die Unterscheidung der Gamien nach der Herkunft der beiden Partner. Insbesondere in der Botanik hat man auf diesen Gesichtspunkt grossen Wert gelegt. So spricht man von *Au-*

<sup>1)</sup> Von geringerem allgemeinen Interesse und im wesentlichen wohl nur in der Botanik gebräuchlich ist noch eine Gruppierung der Gamie nach ihrer Abhängigkeit von den Eltern. So spricht man bei Zwittern von Homogamie, wenn beiderlei Gameten gleichzeitig entwickelt werden, von Dichogamie dann, wenn beiderlei Gameten nicht zu gleicher Zeit entwickelt werden, gleichgültig, ob die männlichen (Proterandrie) oder die weiblichen (Proterogynie) zuerst entstehen. Unter Herkogamie versteht man die Verhinderung von Selbstbefruchtung bei Zwittern durch morphologische Besonderheiten der Eltern. Kleistogamie bezeichnet die Erzwingung der Selbstbefruchtung durch Abschluss der Zwitterblüte gegen die Aussenwelt. Chasmogamie gestattet durch offene Zugänglichkeit der Blüten eine freie Befruchtung. Monogamie bezeichnet bei Tieren den Zusammenschluss von nur zwei Eltern zur Familiengründung. Polygamie bezeichnet die Familienbildung zwischen einem männlichen und mehreren weiblichen (Polygynie), einem weiblichen und mehreren männlichen (Polyandrie) oder mehreren beliebigen männlichen und weiblichen Tieren. In der Botanik bezeichnet Polygamie das Vorkommen zwittriger (dikliner) und eingeschlechtiger (monokliner) Blüten an der gleichen Pflanze. In der Zoologie bezeichnet Homogamie die Kopulation zwischen morphologisch einander weitgehend entsprechenden Eltern. Unter Heterogamie schliesslich versteht DE VRIES die gelegentlich beobachtete Erscheinung, dass männliche und weibliche Gameten derselben Pflanze genotypisch verschieden sind; hier handelt es sich um eine Tatsache, deren Bedeutung auf ganz anderem Gebiete liegt, als es hier zur Rede steht.

*togamie*, wenn eine Selbstbefruchtung stattfindet und rechnet hierzu auch die Pädogamie, bei der es sich um eine Gamie zwischen Schwesterzellen handelt. Geitonogamie liegt vor, wenn Blüten derselben Pflanze sich gegenseitig befruchten. Adelphogamie stellt die Verbindung zwischen Geschwisterpflanzen dar. Während diese Typen auch als *Endogamie* (Löw 1904) zusammengefasst werden können, kann man als *Exogamie* (Löw, 1904) ihnen eine andere Gruppe von Typen gegenüberstellen. Diese umfasst dann einerseits die Verbindung von Individuen der gleichen Art oder Xenogamie, worunter entweder die Vereinigung einander sehr nahestehender Formen, also Gnesiogamie, oder die Vereinigung von einander ausgesprochen verschiedener Rassen, also Nothogamie, zu verstehen ist, und andererseits die Vereinigung verschiedener Arten, welche als Hybridogamie bezeichnet wird.

Durch die Berücksichtigung der Herkunft der Gameten ist nun eine Verbindung angebahnt zwischen dem Geschlechtsvorgange als solchem und seiner Bedeutung für geschlossene Erbgänge. Es bedarf keines besonderen Hinweises darauf, dass damit ein für die Vererbungslehre ausserordentlich wichtiger Gruppierungsversuch gemacht worden ist. Befriedigend konnte derselbe aber deswegen nicht sein, weil er nur die Gamie berücksichtigt, für Vererbungsvorgänge es aber vieldringender auf das Verhalten der Mixis ankommt.

Dass Gamie und Mixis keineswegs stets fest miteinander verbunden sind, derart, dass sich an eine Gamie stets eine Mixis anschliessen muss, bedarf vielleicht keiner besonderen Betonung. Schon früher ist bei Protozoen gelegentlich eine Verschmelzung von Protoplasten beobachtet worden, ohne dass eine Kernverschmelzung dabei erfolgte oder wenigstens zur Beobachtung gelangte. Seither sind entsprechende Fälle von „Plasmogamie“ auch anderwärts bekannt geworden. Bemerkenswert war es schon, dass Gamie und Mixis oft recht weit voneinander getrennt sein können. So kann man beispielsweise bei Copepoden die beiden elterlichen „Vorkerne“ noch längere Zeit nach der Gamie getrennt während der Embryonalentwicklung verfolgen. Hier findet ihre Teilung aber wenigstens in der gleichen Spindel statt. In anderen Fällen geschieht nicht einmal das, und so beobachtet man bei Pilzen, wie vor allem bei Basidiomyceten, längere Perioden der Individualentwicklung, während deren die Zelle auf dem Zustande der Zweikernigkeit, also des Dikaryon, verbleibt, und während deren sich die beiden Kerne völlig unabhängig voneinander synchron teilen. Erst nach längerer Zeit und

unter gewissen Bedingungen erfolgt die Bildung eines Synkaryons durch Mixis. Werden die erforderlichen Bedingungen nicht geboten, wie etwa bei der künstlichen Zucht von gewissen Brandpilzen (*Ustilago longissima*, var. *macrospora*<sup>1)</sup>), so geht das Dikaryon nach einigen gemeinsamen Teilungen unverrichteter Dinge wieder auseinander. Die beiden zunächst nach vorübergehender selbständiger Mycelentfaltung zur Bildung eines dikaryotischen Mycels verschmolzenen Haplonten trennen sich also wieder und bilden aufs neue für sich haploide Mycelien: es fand also eine Gamie ohne Mixis statt. Schliesslich kommt es auch vor, dass nach der Gamie der in das Ei gelangte männliche Kern zu Grunde geht und das (hier noch diploide) Ei sich parthenogenetisch entwickelt (*Rhabditis aberrans* nach KRÜGER 1913 und *Zephyranthes texana* nach PACE 1913).

In vererbungstheoretischer Hinsicht ist das Resultat einer Mixis sehr verschieden, je nachdem, was für Gameten miteinander verschmelzen, und wie sich diese Gameten in ihren erblichen Qualitäten zueinander verhalten. Diese Qualitäten besitzen aber eine gesetzmässige Relation, je nach dem Grade der Verwandtschaft, welche zwischen ihnen besteht. Je enger die beiden miteinander verschmelzenden Gameten miteinander verwandt sind, desto geringer sind die Verschiedenheiten, welche zwischen ihnen möglich sind. Je lockerer sie miteinander verwandt sind, desto verschiedener können sie sein. Dass natürlich gar nicht verwandte Gameten zufällig einander sehr ähnlich sein können, liegt auf der Hand. Hier interessiert aber nicht diese Möglichkeit der zufälligen Uebereinstimmung, sondern der Grad bis zu welchen eine Verschiedenheit jeweils denkbar ist.

Es lassen sich nun drei verschiedene Grade der genealogisch bedingten genotypischen Beziehungen zwischen zwei verschmelzenden Gameten unterscheiden. (I) Die Gameten können sich von dem gleichen haploiden Klone herleiten, also letzten Endes von derselben haploiden Zelle auf vegetativem Wege abstammen. (II) Die Gameten können sich von demselben diploiden Klone herleiten, also letzten Endes von derselben diploiden Zelle herkommen. (III) Die Gameten können sich von verschiedenen diploiden Zellen ableiten und somit keinerlei genealogisch fest umrissenen Zusammenhang besitzen.

Für diese drei Möglichkeiten des Verwandtschaftsverhältnisses zwischen zwei zusammentretenden Gameten kommen naturgemäss auch

<sup>1)</sup> Nach brieflicher Mitteilung von Herrn Dr. Bauch-Weihenstephan.



drei verschiedene Arten der Mixis und der Gamie in Betracht. Im wesentlichen fällt die erste Möglichkeit in den Rahmen dessen, was früher als Autogamie bezeichnet wurde, wenn schon der Begriff der Autogamie etwas weiter ist. Die zweite Möglichkeit entspricht weitgehend dem, was früher als Endogamie bezeichnet wurde. Die dritte Möglichkeit deckt sich nahezu vollständig mit dem, was man Exogamie nannte. In Anlehnung an die alteingebürgerten Namen für die Gamie empfiehlt es sich dann, entsprechende Bezeichnungen auch für die drei entscheidenden Möglichkeiten der Mixis zu verwenden. Dementsprechend wäre der erste Typus als *Automixis*, der zweite als *Endomixis*, der dritte als *Exomixis* zu bezeichnen <sup>1)</sup>.

Die Unterschiede der drei Typen der Mixis liegen ohne weiteres klar zutage. Bei *Automixis* treten zwei identische Haplonten zusammen, sofern wenigstens stets eine erbgleiche Teilung stattgefunden hat — eine Voraussetzung, die wohl ohne weiteres als erfüllt angesehen werden darf, wenn nicht besondere Umstände störend eingreifen. Bei *Endomixis* ist diese Sicherheit nicht gegeben, und aus diesem Grunde muss sie von der *Automixis*, mit der sie nur zu oft zusammengeworfen wird, aufs schärfste getrennt werden. Wenn ein heterozygoter Diplont eine Meiose durchmacht, so sind die entstehenden Gameten ungleich. Während also bei der *Automixis* eine Identität der Gameten durch die Herkunft gesichert ist, gilt das nicht für die *Endomixis*. Hier können wohl gleiche Gameten zusammenkommen, wie durchgängig bei der Selbstbefruchtung von Homozygoten und in einem bestimmten Prozentsatze bei der Selbstbefruchtung von Heterozygoten; eine Notwendigkeit dafür besteht aber nicht. Ja sie kann unter Umständen sogar ausgeschlossen sein, wie bei der Heterogamie (DE VRIES), also der Erscheinung, dass ein heterozygotischer Zwitter im männlichen und weiblichen Geschlechte genotypisch verschiedene Gameten entwickelt. Bei *Exomixis* besteht irgend ein genealogisch bedingter Zusammenhang zwischen den verschmelzenden Gameten überhaupt nicht.

Es bedarf keiner besonderen Betonung, dass genealogisch der Zusammenhang zwischen zwei in *Automixis* oder in *Endomixis* zusammengetretenen Gameten sehr verschieden sein kann, ohne dass das genotypische Verhalten und damit der Charakter der Mixis davon irgendwie

<sup>1)</sup> PRELL, H., Anisogamie, Heterogamie und Aëthogamie als biologische Wege zur Förderung der Amphimixis. Arch. f. Entw. Mech., Bd. XLIX, 1921, S. 463—490.

beeinflusst wird. Da ja die vegetative Vermehrung durch äquale Teilung im Klon die genetische Konstitution nicht ändert, ist es völlig belanglos, ob unmittelbar zwei Schwesterzellen eines haploiden Klones wieder zur Verschmelzung kommen (*Mougeotia calcaria*), oder ob durch zahllose oder wenigstens viele Zellteilungen von einander getrennte Zellen sich vereinigen (*Spirogyra spreeiana*); der Charakter der Automixis bleibt davon unberührt. In entsprechender Weise ist es für den Charakter der Endomixis völlig belanglos, wie nahe die Gameten zusammenhängen. Es kann sein, dass die beiden Gameten von derselben diploiden Elterzelle durch eine Meiose abzuleiten sind, oder dass sie von zwei diploiden Elterzellen abstammen, welche selbst als Geschwister entstanden (*Actinophrys sol*), wie das bei der Paedogamie (HARTMANN) der Fall ist. Es kann sein, dass die diploiden Mutterzellen der Gameten, also die Gonotokonten, im Rahmen des diploiden zwitterigen Organismus durch viele Teilungen getrennt waren, wie das bei der Selbstbefruchtung mancher Tiere (*Rhabditis pellio*), oder der zwittrblütigen Pflanzen der Fall ist, oder wie es bei der Selbstbefruchtung durch Geitonogamie bei dichogamen Tierstöcken (*Taenia solium*) und insbesondere bei monözischen Pflanzen (*Zea mays*) geschieht. Ja es kann sogar so weit gehen, dass Teile des diploiden Klones vorher individuelle Selbständigkeit erlangt haben, wie das etwa bei der Kreuzbefruchtung zwischen verschiedenen durch Ableger gewonnenen Pflanzen, etwa Erdbeeren, oder zwischen verschiedengeschlechtigen Medusen, welche am gleichen Mutterindividuum entstanden waren (*Velella spirans*), in Betracht käme.

#### DIE ARTEN DER PARTHENOGENESE

Es mag nun überflüssig erscheinen, in einer Erörterung über den Begriff der Parthenogenese so ausführlich auf die Möglichkeiten der Gamie und der Mixis einzugehen. Im Folgenden aber dürfte sich herausstellen, dass dies unbedingt erforderlich ist. Während dem Botaniker die Berücksichtigung des Kernphasenwechsels in hohem Masse selbstverständlich erscheint, gilt das für den Zoologen nur in geringerem Umfange. Da aber moderne Untersuchungen über Parthenogenese stets auch den Charakter von vererbungstheoretischen Studien besitzen, oder doch zum mindesten in vererbungstheoretischer Richtung ausgewertet werden müssen, ist bei ihnen eine intensivere Berücksichtigung des Kernphasenwechsels unbedingt zu verlangen.

Eine Vergleichung dessen, was Zoologen und was Botaniker als Parthenogenese bezeichnen, ergibt eine ganz erhebliche Diskrepanz. Während nämlich die Botaniker den Namen der Parthenogenese nur für solche Fortpflanzungsweisen anwenden, bei welchen überhaupt keinerlei Kernverschmelzung stattfindet, führten die Zoologen auch Vorgänge als Parthogenese auf, bei welchen Amphimixis erfolgt. Es mag nun vielleicht dem Botaniker selbstverständlich erscheinen, dass man den Begriff der Parthenogenese einfach auf apomiktische Vorgänge beschränkt; da er den Begriff der Parthenogenese gleichsam aus zweiter Hand übernommen hat, steht ihm eine solche willkürliche Festlegung seiner Grenzen auch ohne weiteres zu. Für den Zoologen ist der Begriff der Parthenogenese, wie eingangs abgeleitet, etwas historisch Gewordenes. Er wird ein Abgehen von der dehnbaren eingangs gegebenen Definition stets als einen unberechtigten Zwang empfinden, da die betreffenden Vorgänge nun einmal morphologisch ganz gleichartig erscheinen, und erst die Zytologie so durchgreifende Verschiedenheiten aufdeckte. Aus diesem Grunde werden auch hier alle drei Vorgänge weiter als Parthenogenese bezeichnet werden, welche bislang in der Literatur so genannt wurden, und welche der eingangs genannten Definition entsprechen. Um aber den Auffassungen der Botanik voll gerecht zu werden, lässt es sich kaum umgehen, zwei Gruppen der Parthenogenese zu unterscheiden, nämlich einerseits echte oder apomiktische Parthenogenese und andererseits falsche oder amphimiktische Parthenogenese.

Von diesen beiden Typen der Parthenogenese entspricht der erste demjenigen, was auch der Botaniker als Parthenogenese anerkennt. Bei der Behandlung kann also stets dem zoologischen Beispiele auch ein botanisches zugeordnet werden, falls ein solches bekannt ist.

Der zweite Typus der Parthenogenese würde vom Botaniker nicht als solche anerkannt werden, weil er nicht durchaus apomiktisch ist. Botanische Parallelen lassen sich dabei also nicht ohne weiteres ziehen. Bei diesem Typus ist es erforderlich, auf den Charakter der stattfindenden Mixis einzugehen.

Eine Unterscheidung der Parthenogenese danach, ob sie nur einmal oder wenige Male hintereinander in einer Stammesreihe stattfindet, ist praktisch ziemlich belanglos. Beide Möglichkeiten kommen nebeneinander bei nahe verwandten Tieren und Pflanzen vor und dürften nur als graduelle Verschiedenheiten desselben Vorganges anzusehen sein.



## ECHTE ODER APOMIKTISCHE PARTHENOGENESE

*Echte Parthenogenese ist die apomiktische Entwicklung einer Eizelle.* So würde man vielleicht die eingangs aufgestellte Definition der Parthenogenese in Anlehnung an WINKLER einzuengen haben, um damit diejenigen Vorgänge zu bezeichnen, welche auch ein Botaniker als Parthenogenese anerkennen würde.

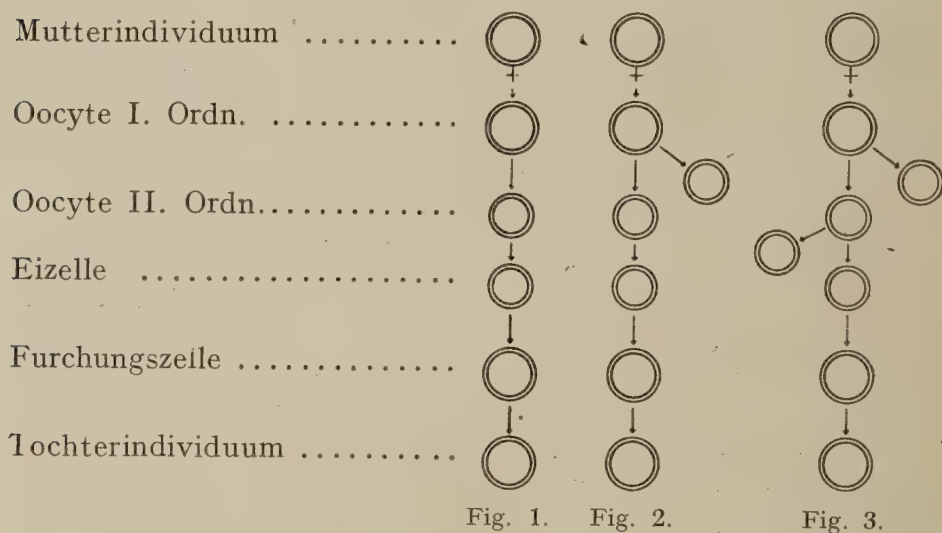


Fig. 1 Schema der zygoïden Parthenogenese ohne Reifungsteilung (*Neuroterus-Antennaria*-Typus).

Fig. 2 Schema der zygoïden Parthenogenese mit einer Reifungsteilung (*Daphnia-Taraxacum*-Typus).

Fig. 3 Schema der zygoïden Parthenogenese mit zwei Reifungsteilungen (*Rhodites-Thalictrum*-Typus).

Es hat sich herausgestellt, dass diese apomiktische Entwicklung des Eies in ganz verschiedener Weise erfolgen kann, und zwar je nach dem, in welcher Phase des Kernphasenwechsels sich der Eikern befindet. So können wir also zwei verschiedene Untertypen unterscheiden:

(I) Zygoide Parthenogenese findet dann statt, wenn das Ei sich in Zygothase (WINKLER 1920) befindet, also diploid oder besser zygoïd (PRELL 1921) ist; früher war die Bezeichnung somatische Parthenogenese (WINKLER 1908) gebräuchlich, doch ist diese als eine *contradictio in adjecto* durch den genannten besseren Ausdruck abgelöst worden.

Zygoide Parthenogenese kann in drei verschiedenen Formen stattfinden. Manchmal macht das zu parthenogenetischer Entwicklung schreitende Ei keine Reifungsteilungen durch, schnürt also keine Rich-

tungskörper ab. Das ist unter den Tieren beispielsweise von Gallwespen (*Neuroterus lenticularis* nach DONCASTER 1910/11), oder unter den Pflanzen von Kompositen (*Antennaria alpina* nach JUEL 1900) beschrieben worden. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle macht das Ei nur eine Reifungsteilung vom Charakter einer Aequation durch, wobei also ein Richtungskörper abgeschnürt wird. Das gilt bei den Tieren beispielsweise für die Cladoceren und für die Blattläuse, sowie für die Thelytokie der Rotatorien, bei Pflanzen unter anderem für den Löwenzahn (*Taraxacum officinale* nach JUEL 1905). Manchmal tritt schliesslich eine sehr überraschende Besonderheit auf, nämlich das Stattfinden von zwei Reifungsteilungen, welche beide den Charakter von Aequationen haben sollen. Dieser Fall wird von einer Blattwespe (*Rhodites rosae* nach SCHLEIP 1909) und von gewissen Pflanzen (*Thalictrum purpurascens* nach OVERTON 1904) angegeben.

An diese drei Formen von zygotider Parthenogenese schliesst sich noch ein weiterer Fall an, welcher sich nicht direkt einem derselben unterordnen lässt. Er betrifft die Parthenogenese bei gewissen Protozoen, wie sie von WOODRUFF und ERDMANN für *Paramaecium aurelia* nachgewiesen wurde. Hier handelt es sich darum, dass das normalerweise mit zwei Kleinkernen versehene *Paramaecium*, wenn es in Einzelkultur gehalten wird, ganz ähnliche Veränderungen seines Kernapparates durchmacht, wie sie dem Geschlechtsvorgange bei der Konjugation vorangehen. Die zytologischen Resultate darüber sind noch nicht ganz eindeutig. Im Wesentlichen scheinen sich die Dinge aber so abzuspielen, dass ohne eine nachweisbare Reduktion des Chromatinbestandes jeder der Mikronuclei sich zweimal teilt. Von den entstehenden zweimal vier Mikronuclei gehen je drei zugrunde; die beiden übrigbleibenden werden durch eine Zellteilung auf getrennte Individuen gesondert. Aus dem einfachen Mikronucleus gehen dann durch Kernteilung, Umwandlung entstehender Mikronuclei in Makronuclei und durch geeignete Zellteilungen wieder normale Individuen hervor. Da weder eine Meiose durch eine Reduktionsteilung, noch eine Pleiose durch Verschmelzung von Mikronucleis nachzuweisen ist, darf vielleicht angenommen werden, dass eine Veränderung der Phase während der gesamten Vorgänge nicht stattfindet. Da ferner Paramaecien, welche sich nach diesem Typus parthenogenetisch entwickelt hatten, in normaler Weise unter Reduktion der Gametenkerne sich geschlechtlich fortpflanzen konnten, so darf man wohl annehmen, dass die Kerne während der parthenoge-

netischen Vorgänge diploid waren. Es spricht also alle Wahrscheinlichkeit dafür, dass es sich hier um eine zygoide Parthenogenese <sup>1)</sup> handelt, welche äusserlich nur dadurch kompliziert ist, dass die Zellen für gewöhnlich nicht monoenergid, sondern dienergid sind; aber das ist eine Komplikation sekundärer Natur, welcher eine grössere Bedeutung kaum beizumessen ist.

Ein Gesichtspunkt darf allerdings bei *Paramaecium* nicht ausser Acht gelassen werden, der vielleicht von botanischer Seite betont werden könnte. Da *Paramaecium* niemals den Phänotypus annimmt, den man gemeinhin als „Ei“ bezeichnet, kann man vielleicht in Zweifel sein, ob man den beschriebenen Vorgang agamer Fortpflanzung nicht vielleicht als Apogamie bezeichnen soll. Die eigenartigen Veränderungen am Kernapparate, welche so sehr denen bei der Meiose ähneln, scheinen aber doch zu Gunsten der Auffassung als Parthenogenese zu sprechen.

(II) Azygoide Parthenogenese findet dann statt, wenn sich das

---

<sup>1)</sup> Von ihren Entdeckern wird dieser Entwicklungsgang von *Paramaecium aurelia* als „Endomixis“ bezeichnet. Nun sagen WOODRUFF und ERDMANN ausdrücklich: „All the described cases are distinguished from conjugation and autogamy by the absence of the formation of a syncaryon“ (S. 448). Ist nun längst von den Botanikern grundsätzlich, von den Zoologen vielleicht nicht ebenso scharf, aber doch seit WEISMANN schon recht entschieden, die Bezeichnung Mixis für eine Kernverschmelzung reserviert worden, so erscheint es äusserst unzuweckmässig, für einen apomiktischen Vorgang einen Namen zu wählen, der das Vorhandensein einer Mixis direkt vorspiegelt. Weiter ist eine besondere Bezeichnung für den Vorgang kaum erforderlich; sie ist daher auch weder von R. HERTWIG, noch von DOFLEIN („Das Problem der Todes und der Unsterblichkeit“, Jena, 1919) bei der Uebernahme der vollständigen Untersuchungen von WOODRUFF und ERDMANN angewandt worden. Die Begründung für die Neubezeichnung klammert sich an die STRASBURGER'sche Auffassung an, dass Parthenogenese unbedingt eine Azygophase voraussetze — eine Ansicht, die keineswegs als allgemein angenommen oder als zweckmässig betrachtet werden kann. Da schliesslich der Name Endomixis in logischem Weiterbau der botanischen Nomenklatur, welche in diesem Falle führend für die einheitliche biologische Terminologie war, schon der Klarheit wegen im Zusammenhange mit dem Begriffe der Endogamie vergeben werden muss, erscheint eine Beibehaltung des Ausdruckes Endomixis in der von WOODRUFF und ERDMANN vorgeschlagenen Form nicht angebracht. Die wichtigen Tatsachen der Paramaecienentwicklung, welche beide Forscher damit bezeichneten, werden dadurch, dass sie anderen ihnen nächstverwandten Tatsachen beigeordnet und mit ihnen dann auch gleichartig bezeichnet werden, an Bedeutung keinerlei Einbusse erleiden.



Ei in Azygophase oder Gamophase (WINKLER 1920) befindet, wenn es also haploid oder besser azygoid (PRELL 1921<sup>1)</sup>) ist; früher war die weniger treffende Bezeichnung als generative Parthenogenese (WINKLER 1908) dafür üblich, die jedoch ebenfalls schon aufgegeben worden ist.

Mutterindividuum .....	
Oocyte I. Ordn. ....	
Oocyte II. Ordn. ....	
Eizelle .....	
Furchungszelle .....	
Tochterindividuum .....	

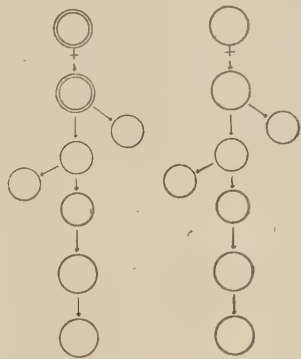


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 4 Schema der azygoïden Parthenogenese mit Reduktion (*Apis*-Typus).  
Fig. 5 Schema der azygoïden Parthenogenese ohne Reduktion (*Schizophyl-  
lum*-Typus).

Diese Form der Parthenogenese kommt unter den Tieren nicht selten vor und führt beispielsweise bei Rotatorien (*Hydatina senta* nach WHITNEY 1909) und bei Bienen (*Apis mellifica*) zur Entstehung von Männchen. Bei Pflanzen ist sie ebenfalls wiederholt beobachtet worden, wenn haplokrate Organismen zur Azygosporenbildung schreiten, wie Grünalgen (*Ulothrix zonata* nach KLEBS 1896) oder Pilze (*Mucor erectus* nach FISCHER 1892).

Die Entscheidung, ob ein gegebener Fall von echter Parthenogenese als zygoïd oder als azygoïd aufzufassen ist, wird nicht stets ohne weiteres zu fällen sein.

Die Zahl der Richtungskörper bei der Gametenbildung, welche früher als entscheidend für die Bestimmung der Phasenzugehörigkeit angesehen werden konnte, lässt heute eine grössere Zuverlässigkeit vermissen. Einerseits, kennt man, wie erwähnt, Pflanzen welche vermutlich als diploid anzusehen sind und zwei typische „Reifungsteilungen“ ohne Reduktion durchmachen (*Thalictrum*), und anderseits giebt es Pilze, welche sicher haploid sind, aber doch ohne Stattfinden einer Mixis Basidien bilden können, an denen durch zwei „Reifungsteilungen“ ohne Reduk-

<sup>1)</sup> PRELL, H., Reine Kette, Genospecies und Stirps, Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl., Bd. XXII, 1921, S. 287—294.

tion vier normale Basidiosporen entstehen (*Schizophyllum commune* nach KNIEP 1919). Auch die Ermittlung der Chromosomenzahl führt nicht stets zu brauchbaren Resultaten. Man glaubte früher, aus der Chromosomenzahl verwandter Arten bindende Schlüsse auf die Wertigkeit einer bestimmten Art ziehen zu dürfen. Es hat sich seitdem aber herausgestellt, dass das keineswegs der Fall ist, denn durch Fragmentation oder vor allem durch Aggregation kann die Zahl so weitgehend verändert werden, insbesondere ein Vielfaches der Grundzahl erreicht werden, dass alle auf dem Vergleiche verschiedener Arten oder Rassen basierenden Vermutungen zum mindesten als gewagt erscheinen müssen. Eine gewisse Sicherheit ist vielmehr nur dann geboten, wenn bei derselben Art nebeneinander Parthenogenese und normaler Geschlechtsvorgang beobachtet werden können (viele Rotatorien, Cladoceren, Aphiden und Hymenopteren). Nur dann lässt sich aus der Chromosomenzahl direkt ablesen, welcher Phase die parthenogenetisch sich entwickelnden Zellen angehören.

#### FALSCHER ODER AMPHIMIKTISCHE PARTHENOGENESE

Von einer amphimiktischen Parthenogenese sollte dann gesprochen werden, wenn ein Ei zwar nicht durch eine männliche Geschlechtszelle befruchtet wird, wenn aber auf irgend eine andere Weise die azygoide (meist haploide) Chromosomengarnitur auf den zygoten (meist diploiden) Zustand gebracht wird.

Auch in diesem Falle lassen sich zwei verschiedene Untertypen unterscheiden, und zwar danach, mit was für einer Zelle die Verschmelzung erfolgt. Der Unterschied ergibt sich sofort aus der folgenden Ueberlegung. Wenn ein diploider Gonotokont die Meiose durchmacht, so erfährt er einmal eine Reduktions- und dann eine Aequationsteilung, wobei in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die erste Teilung die Reduktion bedingt, also eine Praereduktion stattfindet. Nun ist es selbstverständlich, dass eine haploide Zelle, wenn sie sich auf den diploiden Zustand bringen will, mit einer anderen haploiden Zelle verschmelzen muss. An solchen stehen der reduzierten Eizelle zweierlei zur Verfügung, nämlich einerseits solche, welche mit ihr aus dem gleichen haploiden Klon entsprungen sind, also nur durch Aequationsteilungen von ihr geschieden sind, anderseits stehen aber auch die Zellen zur Verfügung, welche von ihr durch eine Reduktionsteilung

geschieden sind, welche also nicht dem gleichen haploiden Klone entstammen, wohl aber von derselben Zygote abzuleiten sind.

Verschmilzt eine haploide Zelle mit einer anderen aus dem gleichen haploiden Klone, so wurde das früher als Automixis bezeichnet; verschmilzt sie dagegen mit einer Zelle, welche vom gleichen Diplonten abstammt, so wurde das als Endomixis bezeichnet. Dementsprechend wird jetzt zu unterscheiden sein zwischen endomiktischer und automiktischer Parthenogenese.

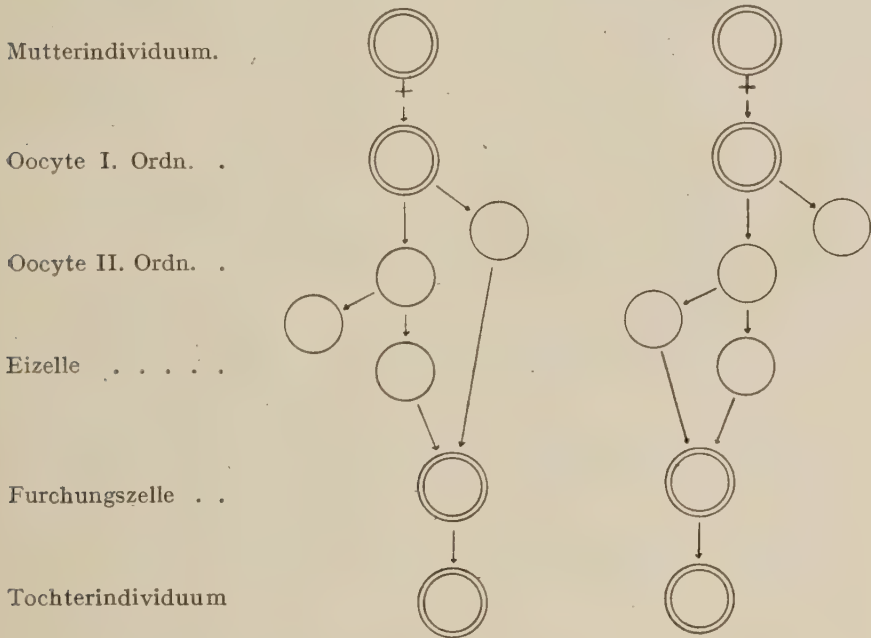


Fig. 6

Fig. 7

Fig. 6 Schema der endomiktischen Parthenogenese (bei Praereduktion).  
Fig. 7 Schema der automiktischen Parthenogenese (*Asterias*-Typus).

*Endomiktische Parthenogenese* ist die Verschmelzung eines Eies mit seinem ersten Richtungskörper bei Praereduktion. Ebenso kann Endomixis erfolgen, wenn erst die zweite Reifungsteilung die Reduktion mit sich bringt, und wenn das Ei dann mit dem zweiten Richtungskörper verschmilzt. Ob endomiktische Parthenogenese vorkommt, steht noch dahin; die einzige Angabe darüber, nach der sie bei Sackspinnern vorkommen sollte, hat nicht sich bestätigt.

*Automiktische Parthenogenese* ist die Verschmelzung eines Eies mit einer Zelle, welche demselben Haploklone entstammt. Eine solche automiktische Verschmelzung kann vor oder nach der Furchung erfolgen.



Wenn das Ei vor der Furchung automiktisch seine Chromosomen-garnitur verdoppeln will, so kann das durch Verschmelzung mit dem zweiten Richtungskörper geschehen, wenn dieser, wie stets bei Organismen mit Praereduktion, nur durch eine Aequationsteilung von ihm getrennt war. Im normalen Gange der Entwicklung kommt das bei *Solenobia pineti* (SEILER 1923) vor, jedoch spielen hier weitere Komplikationen hinein (Tetraploidie). Im Experimente erwiesen ist ein solches Verhalten mit Sicherheit bei Seesternen (*Asterias glacialis* nach BUCHNER 1911) und einigen anderen Tieren. Bei Pflanzen würde dieser Vorgang dem entsprechen, wenn eine pflanzliche Eizelle mit einer somatischen Nachbarzelle des Gametophyten verschmilzt (Hylogamie), oder wenn zwei nicht besonders differenzierte Zellen des Gametophyten sich vereinigen. Die morphologisch bei Pflanzen viel leichter übersichtlichen Verhältnisse lassen es verständlich erscheinen, dass die Botaniker hier die Verschiedenheit von echter Parthenogenese sehr frühzeitig erkannten und betonten.



Fig. 8

Fig. 8 Schema der automiktischen Parthenogenese (*Mactra*-Typus.)

Nach der Furchung kann automiktische Parthenogenese dadurch erfolgen, dass die ersten beiden Furchungskerne miteinander verschmelzen. Die Form dieser Verschmelzung hängt dabei von der Natur des Ob-

jektes ab und kann unter Umständen durch Vereinfachung ihren eigentlichen Charakter fast völlkommen einbüßen. Am klarsten ist die Uebersicht, wenn tatsächlich eine vollständige Kernteilung erfolgt und die dabei gebildeten beiden Schwesterkerne miteinander kopulieren, (experimentell bei *Mactra* nach v. KOSTANECKI 1902); bei abgeleiteten Formen wird dieser Vorgang dadurch modifiziert, dass nur eine Spindelbildung und eine Spaltung der Chromosomen im Monasterstadium erfolgt, ohne dass getrennte Kerne erst gebildet werden, wie das bei Seeigeln beobachtet wurde.

### ZUSAMMENFASSUNG

Auf Grund unserer Erörterungen lässt sich jetzt sagen, dass die Parthenogenese einen recht weitgreifenden Sammelbegriff darstellt, der in vererbungstheoretischer Richtung sehr verschieden aufgefasst werden kann. Es lassen sich dabei zahlreiche verschiedene Typen unterscheiden, welche im Folgenden nochmals kurz zusammengestellt seien.

#### I. Echte oder apomiktische Parthenogenese (Parthenogenese s.str.)

##### A. Zygoide Parthenogenese.

- a. *Neuroterus-Antennaria*-Typus (ohne Reifungsteilung);
- b. *Daphnia-Taraxacum*-Typus (mit einer Reifungsteilung ohne Reduktion);
- c. *Rhodites-Thalictrum*-Typus (mit zwei Reifungsteilungen ohne Reduktion);
- d. *Paramaccium*-Typus;

##### B. Azygoide Parthenogenese

- a. *Apis*-Typus (nach Reduktion);
- b. *Schizophyllum*-Typus (ohne Reduktion);

#### II. Falsche oder amphimiktische Parthenogenese (Parthenogamie);

##### A. Endomiktische Parthenogenese (Parthenogamie);

##### B. Automiktische Parthenogenese (Parthenogamie);

- a. *Asterias*-Typus (Verschmelzung des Eies mit dem zweiten Richtungskörper bei Praereduktion);
- b. *Mactra*-Typus (Verschmelzung der beiden ersten Furchungskerne).

An diese Typen von Parthenogenese im Sinne der eingangs gegebenen Definition, also der Entwicklung eines neuen Organismus aus einer weiblichen Geschlechtszelle ohne Beteiligung einer männlichen Ge-

schlechtszelle, werden vielfach noch die Fälle angeschlossen, bei welchen männliche Geschlechtszellen unter geeigneten künstlichen Bedingungen zur Entwicklung eines neuen Organismus ohne Beteiligung eines Eikernes befähigt sind. Diese Erscheinungen der Ephebogenese konnten bei der vorliegenden Erörterung als nicht unmittelbar zur Sache gehörig aus dem Spiel gelassen werden.

---



## BOEKBESPREKING

HAROLD H. BENDER. *The home of the Indo-Europeans*. Princeton University Press. 1922, 57 pp.

De auteur is professor in de Indo-Germaansche philologie aan de Universiteit te Princeton. Op grond zijner philologische studien komt hij tot het resultaat dat Lithauen waarschijnlijk het land van oorsprong van de meerderheid der beschaafde volkeren is. Het doet den onderzoeker op evolutie-gebied aangenaam aan, dat gewaagde conclusie's niet het monopolie van biologen blijken te zijn. L.

---

R. C. BENEDICT. *Which Boston Fern is best?* Journal of Heredity June 1922 p. 255—263.

Hoe de „Boston Fern” is ontstaan is niet bekend. „That it arose from the wild *Nephrolépis exaltata*, zegt de auteur, can scarcely be doubted” Dat deze, door „knopvariatie” aan een groot aantal vormen het aanzijn heeft gegeven, staat vast, evenals dat verschillende van deze „verloopen”, d. w. z. tot eenvoudiger vormen terugslaan, een gedrag, analoog dus aan dat van de Wasé Satsuma sinaasappel. Het interessante van dit artikel bestaat daarin, dat reeds in het wild—in Florida—verschillende vormen van *N. exaltata* bestaan „variations in growth habits and leaf characters like some of those in the Boston fern series.” L.

---

EZRA BRAINERD. *Violets of North America* Bulletin 224 of the Vermont Agricultural Experimentstation. Dec. 1921 with an introduction by G. P. BURNS.

In zijn voorrede zegt BURNS, dat het meest belovende wild groeiende materiaal, tot toetsing van de waarde der kruisings- of mutatie-hypo-

these, een geslacht zou zijn dat, behalve goed begrensde soorten, talrijke tusschenvormen, bastaarden of elementaire soorten, bevatte.

Twee zulke polymorphe genera zijn *Rubus* en *Viola*.

BRAINERD heeft deze twee geslachten, intensief, gedurende meer dan 25 jaar, bestudeerd. Zijn methode was, ten opzichte van beide geslachten, dezelfde. Deze bestond uit:

- 1°. een onderzoek van al het materiaal in de voornaamste herbaria.
- 2°. een grondige studie van de verspreiding der planten op hun oorspronkelijke groeiplaatsen door middel van vele persoonlijke excursies en met de hulp van vele medewerkers.
- 3°. een experimenteele analytische studie van de planten individueel.
- 4°. een synthetische studie der vormen door kruising.

Gedurende de latere jaren was PEITERSEN zijn medewerker in het *Rubus*-onderzoek; werd het geheele plan, dit geslacht betreffend, alsboven, uitgevoerd en het resultaat gepubliceerd. (Vermont Bulletins 217—218 (1920). Wat het *Viola*-werk betreft, heeft BRAINERD de drie eerste fasen van het onderzoek voltooid, de vierde moet nog gedaan worden. Van Mei 1902 tot October 1903 verzamelde en onderzocht BRAINERD 2 à 3000 planten van meer dan 200 groeiplaatsen in de westelijke gedeelten van New England en Massachusetts. Later werden levende planten van alle deelen van Amerika verzameld en in zijn tuin, onder gelijke omstandigheden, uitgeplant om na te gaan welke kenmerken modificaties waren, welke inherent. De omvang dezer proeven blijkt uit het feit, dat hij tegelijkertijd ongeveer 3500 planten van 650 verschillende nummers had, 200 van deze uit het wild gehaald en 450 door uitzaaiing verkregen.

Deze studies deden hem den invloed van kruising vermoeden en hij publiceerde in 1904 onder den titel „Hybridism in the genus *Viola*” *Rhodora* 6 p. 213—223 zijn eerste „driehoek” als een schema om den genetischen samenhang der *Violae* van West-Vermont voor te stellen. Het bleek hieruit, dat tusschen de 5 soorten, die het best bestudeerd waren, acht der 10 bastaarden die door hun kruising konden ontstaan, werkelijk aanwezig waren. Toen ter tijde, dat zij hier tusschen twee haakjes opgemerkt, meende men nog, dat slechts één bastaard tusschen twee soorten kon bestaan. Toen het denkbeeld, dat vele der intermediaire vormen wel eens bastaarden konden zijn, was opgekomen,

moest dit experimenteel worden getoetst. Door uitzaaiing in zijn tuin, kon hij nu bepalen wat goede soorten, wat bastaarden waren en de ouders van iederen bastaard uitvinden. Dit werk was analytisch. Thans heeft hij in zijn herbarium het enorme aantal van 984 bladen met *Viola*-bastaarden uit het wild en uit zijn cultures, die te samen 89 distincte bastaarden vertegenwoordigen, terwijl het totale aantal erkende soorten in geheel Amerika slechts 75 bedraagt.

BURNS resumeert het resultaat als volgt:

„The numerous forms found in the wild may be grouped into three classes: species, hybrids and anomalous forms which are normally fertile and come true to seed. These last named forms are the result of hybridism in the remote or recent past. In this way new forms have arisen which, although of hybrid origin, are distinct and stable and, if fairly widespread, may be entitled to specific rank. His experimental work with that of PEITERSEN, has shown the great wealth of new forms furnished by hybridisation upon which natural selection may operate. This work represents one of the most illuminating researches of the present time, throwing light on the problem of the origin of species.”

Het werk zelf begint met een determinatietabel der 75 soorten van *Viola* die in N.-Amerika, ten Noorden van Mexico groeien. Dan volgt een tabel dezer soorten met aanduiding van hun voorkomen: 46 in dat deel van Amerika dat naar den Atlantischen oceaan afwatert en noordelijk van den 37sten breedtegraad ligt, 9 soorten uit hetzelfde deel, maar alleen ten Zuiden van den 37sten breedtegraad voorkomend, en 20 soorten die beperkt zijn tot het gebied, dat zijn wateren naar den Stillen Oceaan zendt.

Iedere soort is op een afzonderlijke plaat afgebeeld, 25 van deze op gekleurde platen. De eenige Amerikaansche vertegenwoordiger der Oude-Wereld-groep van *Viola* is, de dicht bij *Viola tricolor arvensis* staande, *Viola Rafinesquii* GREENE. *Viola arvensis* zelf is ingevoerd en in het Zuiden zelfs een lastig onkruid. Daarna komt een lijst der 89 bastaarden in BRAINERD'S herbarium, opgaven betreffende hun distributie, het aantal herbariumbladen van iederen bastaard aanwezig en literatuuropgaven betreffende deze.

BRAINERD'S publicaties over hybriden bij *Viola* waren tot dusverre:

1. Hybridism in the genus *Viola*.      *Rhodora* 6: 213—223 Nov. 1904.
2.        „        „        „        *Viola* II.        „        8: 6—10 Jan. 1906.
3.        „        „        „        *Viola* III.        „        8: 49—60 Mar. 1906.



4. Behavior of the seedlings of certain violet hybrids. *Science* 25: 940—944 June 1906.
5. Dominance in the hybrids of *Viola Rhodora* 9: 211. 216 Nov. 1907.
6. Another hybrid between a white and a blue violet. *Rhodora* 11: 115—116 June 1909.
7. The evolution of new forms in *Viola* through hybridism *Am. Naturalist* 44: 229—236 Apr. 1910.
8. Violet hybrids between species of the *palmata* group. *Bull. Torrey Club* 39: 85—97 Apr. 1912.
9. Four hybrids of *Viola pedatifida*. *Bull. Torrey Club* 40: 249—260 June 1913.

Dit zal nu spoedig gevolgd worden door „A detailed discussion of violet hybrids” die in een der volgende bulletins van het Vermont Agricultural Experiment Station zal verschijnen. L.

---

L. COCKAYNE. The Southern-Beech (*Nothofagus*) forests of New Zealand. Reprinted from the New Zealand Journal of Agriculture 1921. 8 pagina's met 3 figuren (photo's).

Het geslacht *Nothofagus* is in zijn verspreiding beperkt tot het Zuidelijk gedeelte van de gematigde Zuid-Amerikaansche Andes, Vuurland inbegrepen, Nieuw Zeeland, Tasmanie en Z.O. Australia, terwijl *Nothofagus*, met andere boomen, in het tertiair van Antarctica is aange troffen. Tot voor kort, voelde ieder Nieuw Zeelandsch botanist zich veilig ten opzichte van de systematiek van dit geslacht, en onderscheidde zes soorten, nl. de roode zuidbeuk (*N. fusca*), de zilverbeuk van 't Zuiden (*N. Menziesii*), de zwarte (*N. Solandri*) en de bergzuidbeuk (*N. cliffortioides*), waarnaast nog twee zeldzame soorten *N. Blairii* en *N. apiculata* onderscheiden werden.

Dr. COCKAYNE kon onlangs echter aantoonen, dat de zaak niet zoo eenvoudig was, maar dat menige boom duidelijke kenmerken vertoont, die het onmogelijk maken hem bij een dezer soorten onder te brengen; diensgevolge bestaan sommige Zuidbeukenbosschen niet uit één of meer der bovengenoemde soorten, maar uit een mengsel van onbekende vormen, naast bekende.

Zulke anomale boomen werden het eerst in verbrand bosch tusschen Lake Wakatipu en Rere Lake aangetroffen; sinds dien echter zijn tal-

rijke exemplaren, die van de erkende soorten afwijken, in vele deelen zoowel van het Noord- als van het Zuid-eiland bekend geworden.

Dr. COCKAYNE meent, dat deze afwijkende vormen ontstaan zijn door kruising van de roode zuidbeuk (*N. fusca*) met de bergzuidbeuk (*N. cliffortioides*) of met de zwarte zuidbeuk (*N. Solandri*), al naar omstandigheden. De waargenomen vormen kunnen niet allen hybriden der eerste generatie zijn, maar moeten afstammelingen zijn van bastaarden met een soort, van bastaarden met elkaar en van zelf-bevruchte bastaarden. In menig bosch groeien binnen een gebied van enkele vierkante „chains” een dozijn of meer bastaard-boomen. De grootste diversiteit — en dit volgt uit hun bastaard-oorsprong — heerscht echter daar, waar vele jonge planten opstaan, zooals in het bovengenoemde afgebrande gebied. De verschillende zuidbeuk-soorten, worden voornamelijk naar kenmerken hunner bladen onderscheiden te



Eenige bastaardvormen tusschen *Nothofagus fusca* en *Nothofagus cliffortioides*, door dr. Cockayne op bovengenoemde brandplaats in Nieuw-Zeeland verzameld. Photo van E. B. Levy uit New Zealand Journal of Agriculture 1921.

weten naar: vorm, basis, apex, rand, structuur, adering, behaaring en kleur. Zoo heeft b.v. het blad van *N. fusca* een sterk getande rand, terwijl de bladeren van *N. cliffortioides* en *N. Solandri* — twee soorten, die veel op elkaar lijken — in het geheel niet getand zijn.

De bastaarden tusschen deze drie soorten echter vertoonen allerlei soorten van randen, van ongetand tot sterk getand, sommige met slechts één of twee obscure tanden dicht bij den top, of alleen maar met een eventjes uitgeranden of gegolfd rand. Ook vertoonen zij alle mogelijke verschillen in vorm, grootte, behaaring, structuur en vorm van apex of basis. Zoo zeer verschillen sommige dezer bastaarden van iedere bekende soort, dat iedere botanicus, niet op de hoogte van hun voorkomen, ze zonder eenige aarzeling als nieuwe soorten zou beschrijven. Van hun groote diversiteit geeft de photo op p. 213 een indruk.

Verschillende dezer bastaardvormen lijken meer of minder op *N. Blairii* of op *N. apiculata*, de reeds gememoreerde zeldzame soorten, ja men mag het zeker achten, dat deze niet langer als soorten mogen worden beschouwd, maar als groepen van bastaarden, terwijl het type dezer zoogenaamde soorten niets anders is dan één bepaald bastarderingsproduct. Zoo zullen onder de bastaarden de *apiculata* en *Blairii* groepen aanwezig zijn, maar ieder van deze moet onderverdeeld worden in een getande en ongetande serie. Dan is er een onverwachte groep van bastaarden met kleine, dikke, bijna cirkelvormige bladeren met breede, afgeronde tanden en een andere groep naar het patroon van *N. fusca*, maar met vrij smalle, dunne, scherp getande bladeren, die naar beide uiteinden toegespitst zijn. Het aantal bastaardvormen is echter zeer groot en sommige zijn zoo sterk afwijkend, dat zij geheel op zichzelf staan. Reeds meer dan 70 verschillende volwassen bastaardboomen zijn bekend geworden en jonge boomen en kiemplanten van bastaardoorsprong in nog veel grooter getale. Wat de laatste betreft vertoonen deze, reeds in zeer jeugdigen toestand, de bastaard-kenmerken, een zeer belangrijk feit met het oog op later experimenteel werk.

Daarmede is de questie der Zuidbeuken echter nog niet uit, want de soorten zelf en hun weinige met namen vereerde varieteiten zijn geenszins de bepaalde eenheden die men meende. Hoe meer de zaak bestudeerd wordt, des te duidelijker wordt het dat er een aantal verschillende rassen van *N. fusca* en van de andere *Nothofagus*-soorten bestaan, die, bij zelfbevruchting, constant zijn.



Wel heeft BURNS gelijk, als hij in de inleiding tot BRAINERD'S *Violets of North America* zegt:

„In view of the fact that the composition of plants found growing in the wild is so uncertain, I believe that such a study as is here presented is absolutely indispensable to determine the relationship of the species in any genus of plants.”

Het was daarom den referent zeer aangenaam onlangs van Dr. COCKAYNE te vernemen, dat hij binnenkort een ander artikel over bastaarden in de Nieuw-Zeelandische flora zal publiceeren en vooral, dat hij op het punt staat in opdracht van de State Forest Service een nader onderzoek van de *Nothofagus*-wouden in te stellen, waarin de meest afgelegen streken van Nieuw-Zeeland zullen worden inbegrepen en de bastaard-questie voortdurend in het oog zal worden gehouden.

De natuur, en deze alleen, zal ten slotte uitspraak doen in den meeningsstrijd over de wijze waarop evolutie plaats grijpt. L.

P. J. S. CRAMER. *Coffees of the Dutch East Indies*. The Tea and Coffee Trade Journal New York. Vol. XXXV 1918. Oct. p. 318—322; Nov. p. 417—420; Vol. XXXVI 1919 January p. 23—27; Febr. p. 119—122.

1. *Coffea arabica and allied Species*. 2. *Coffea robusta and allied Species*. 3. *Coffea liberica and allied Species*. 4. *Non-Commercial Species and Hybrids*.

De invoering van vele soorten van het geslacht *Coffea*, vooral sedert 1900, had geleerd dat koffie gemakkelijk bastardeert, ja zelfs, dat er reden was om te vermoeden, dat enkele zoogenaamde soorten zelf bastaarden waren. Daarom had Referent tot Dr. CRAMER het verzoek gericht om een stuk over Bastardeering bij *Coffea* voor *Genetica* te schrijven. Dr. CRAMER antwoordde door drukke werkzaamheden, daar tot zijn spijt niet toe in staat te zijn, ja zelfs — doordat de praktijk dringender eischen heeft — geen tijd te hebben om de overerving bij de koffiehybriden zelf te bestudeeren noch een der andere onderzoekers bij de proefstations, die over koffie werken, zulks te vragen, daar deze hun aandacht aan meer nijpende vraagstukken moeten geven. Ter mijner orienteering, was hij echter zoo vriendelijk mij zijn bovengenoemde publicatie's, in een voor botanisten vrijwel ontoegankelijk, tijdschrift toe

te zenden. Uit het overzicht, dat ik van deze zal geven, blijkt wel, dat er thans op Java een buitengewone gelegenheid is om soortsbastaarden bij het geslacht *Coffea* te bestudeeren en kan ik niet nalaten aan mijn spijt uitdrukking te geven, dat het personeel aan de koffieproefstations geen tijd heeft om dit, althans uit wetenschappelijk oogpunt, zoo belangrijk onderzoek te verrichten.

Ik wees er onlangs op, naar aanleiding van mijn bezoek aan de proeven van Dr. MACALLUM in Continental, Arizona, met de nieuwe Rubber plant *Parthenium argentatum*, hoe zelden men in de gelegenheid is, een nieuwe cultuurplant te zien ontstaan, en hoe spoedig een zoodanige gelegenheid voorbijgaat, omdat — de practijk als zij één of twee, voor haar voldoende, vormen bezit, de rest wegwerpt. Dat zal nu wel op Java aan de koffieproefstations niet geschieden, maar ook daar zal het, binnen enkele jaren, gaan zooals het op de Gouvernementskina-onderneming gegaan is, dat men geen zekerheid meer bezit omtrent den juisten aard der oorspronkelijk ingevoerde soorten omdat deze niet tegen bastardeering beschut werden en dus vaak onontwarbare polyhybriede verbindingen hebben gevormd. Het ware mitsdien zeer te wenschen, dat aan het Algemeen Proefstation voor den Landbouw te Buitenzorg de gelegenheid werd geopend — liefst voor een der reeds aan dat station verbondenen, maar anders voor een ander botanist — om een wetenschappelijk onderzoek van de vele, daar aanwezige, *Coffea*-soorten en hun hybriden te verrichten, vóór het te laat is, en zonder daarin door wenschen of eischen der practijk te worden gestoord.

Oorspronkelijk werd, ik ga nu tot bespreking van Dr. CRAMER's artikelen over, op Java uitsluitend *Coffea arabica* gekweekt; toen deze cultuur door *Hemileia vastatrix* — de koffie-roest — dreigde ten onder te gaan, werd *Coffea liberica* ingevoerd, maar toch vormde tot 1900 toe Javakoffie (*arabica*) de hoofdcultuur, slechts 10—20 percent van den uitvoer was op rekening van *Coffea liberica* te stellen. Ook deze, die bij, en nog eenigen tijd na haar invoer, immuun scheen te zijn voor *Hemileia*, viel den koffie-roest ten offer en zoo kreeg de koffiecultuur van Java, die leelijk in verval was geraakt, pas in 1900 een nieuwen impuls door de invoering van *Coffea robusta*.

#### I. *Coffea arabica* en verwante soorten.

*Coffea arabica* heeft een aantal variteiten, waarvan de meeste ook op Java gekweekt worden of werden, maar die, evenals de soort zelf, hun belang verloren hebben, daar deze nog alleen in

streken wordt gebouwd, die voor, deze gevoelige soort, gevoelig niet alleen voor allerlei ziekten maar ook — en ten eerste — voor regen gedurende den bloei, bij uitstek geschikt zijn.

Dr. CRAMER onderscheidt van *Coffea arabica* :

- a) *Kleinbladige variëteiten* : 1. *C. a. var. laurina*, die als een bast-aard tusschen *C. arabica* en *C. mauritiana* wordt beschouwd en de café Leroy pointu levert. 2. *C. a. var. murta*, beschouwd als in staat te zijn bittere koude te verdragen. 3. *C. a. var. monosperma*, bijna steriel; zelden meer dan 1 zaad per bes. 4. *C. a. var. mokka*, misschien een aparte soort: *C. mokkae*.
- b) *Afwijkingen, die ook bij andere gekweekte planten voorkomen*. 5. *C. a. purpurascens* een roodbladige vorm der gewone *C. arabica* vergelijkbaar met de roode beuk. 6. *C. a. var. variegata*, bontbladig; 7. *C. a. var. amarella*, met gele bessen, vergelijkbaar met witte aardbeien, frambozen, enz. 8. *C. a. var. bullata* met breedere, gekroesde bladeren, een groot percentage der zaden is loos. 9. *C. a. var. angustifolia*, smal-bladig, als de vorige een slechte drager; 10. *C. a. var. erecta* takken meer recht-opgroeïend.
- c) *Variëteiten met sterker groei* : 11. *C. a. var. Maragopipe* vooral gekenmerkt door de veel grootere vruchten, levert de fijnste koffie die bekend is, draagt echter slecht, dikwijls is de heele oogst beperkt tot een paar vruchten per boom. 12. *C. a. var. columnaris*. Zeer sterke groeier, de boom kan 25 voet hoog worden, en vormt een langen kolom met dicht gebladerte. Vorm der bladeren eigenaardig; rond aan de basis en vrij breed. Draagt slecht. Door OTTOLANDER op diens plantage Pantjoer ontdekt. Het zou interessant zijn het chromosomen-getal dezer sterke groeiers, ten opzichte van *C. arabica*, te kennen.

## II. *Coffea robusta* en verwante soorten.

De koffie, die onder dezen naam op Java gekweekt wordt, is waarschijnlijk geen zuivere soort, maar een mengsel van verschillende variëteiten van verschillenden oorsprong. Deze koffie lijdt slechts weinig van de bladziekte, maar is niet immuun tegen nematoden. Zooals reeds werd opgemerkt, bestaat „robusta” uit een mengsel van verschillende typen. *Coffea laurentii*; *C. canephora* var. *Sankaruensis* en var. *Kwiluensis* (of Kouilouensis) be-



hooren waarschijnlijk tot *C. robusta*. Uit zaad van *robusta* zijn o. a. verkregen:

- a. een roodbladige vorm; de roode kleur tevens aanwezig in de bloemen, de takken en zelfs in de wortels,
- b. een vorm met gekrulde bladeren, dikke takken en weinig vruchten produceerend,

Deze vormen zijn niet op Java ingevoerd, zij zijn niet constant, maar in de 2e generatie toont een zeker percentage weer dezelfde kenmerken. Sommige stammen van *robusta*, zooals de bengaalsche, vormen deze „mutanten” nooit.

*verwante soorten :*

*Coffea canephora* wordt door Cramer voor een goede soort gehouden.

*C. canephora* van Madagascar, een varieteit van de vorige.

*C. canephora* var. *Quillouensis* (boven als waarschijnlijk tot *robusta* behoorend vermeld).

*C. canephora* Parijs (uit den Jardin Colonial te Nogent sur Marne, bij Parijs, als *C. stenophylla* ontvangen), die zeker niet tot *C. stenophylla* behoort.

*Bastaarden tusschen C. robusta en C. canephora* zijn er vele, doordat de beide soorten door vele plantages tegelijk zijn ingevoerd en naast elkaar werden geplant; zij zijn niet constant.

*C. Ugandae*; hiervan werden in 1903 twee boomen in Buitenzorg geplant; staat dicht bij *C. canephora*, bastardeert gemakkelijk met *robusta*. In den laatsten tijd nieuw zaad van Uganda ontvangen. Omtrent de wilde boomen weinig bekend, daar zij in een streek groeien, die door de slaapziekte voor menschen vrij wel ontoegankelijk is.

*C. bukobensis* misschien slechts een varieteit van *C. Ugandae*.

*C. Quillou* afkomstig van Libreville in den Franschen Congo; bastardeert ook met *c. robusta*.

### III. *Coffea liberica en verwante soorten.*

*Coffea liberica*, Cultuur zoo goed als opgegeven op Java, wegens de gevoeligheid voor bladziekte.

*verwante soorten.*

*C. abeokutae*, afkomstig van Abeokuta in Britsch Nigeria; lijkt veel op *liberica*, maar alle deelen kleiner.

*C. Dewevrei*, lijkt veel op de vorige en op *liberica*, maar het blad heeft een gekrulden rand.

*C. Arnoldiana*, zeer dicht bij *abeokutae* staande.

*C. Laurentii* Gillet (niet te verwarren met *C. Laurentii*, die tot de *robusta*-groep behoort), staat dicht bij *liberica*.

*C. excelsa*, in 1905 door AUG. CHEVALIER dicht bij het Tsjadmeer in W. Afrika ontdekt, omvat vele verschillende typen; individueele boomen verschillen zoo zeer in grootte en vorm van vruchten en bladeren, „dat men ze voor verschillende soorten zou houden, indien er geen intermediaire typen bekend waren.”

*C. Dybowskii*, waarschijnlijk ook van W. Afrika, lijkt in menig opzicht op *C. excelsa* en haar zaad is gewoonlijk met deze gebastardeerd. Bastaarden niet constant.

*C. sp. Lamboray* van den Belgischen Congo, lijkt veel op een smalbladige *excelsa*.

*C. sp. Wanni Rukala* eveneens van daar; ook tot de *excelsa*-groep behoorend.

*C. aruwimensis*, herhaaldelijk als zaad van den Belgischen Congo ontvangen, klaarblijkelijk een mengsel van verschillende typen.

#### IV. Niet tot de hoofdgroepen (*arabica*, *robusta* en *liberica*) behorende soorten.

*C. bengalensis* (dicht bij *C. madurensis*); *C. perieri*; *C. mauritiana*, de vorige soort met *arabica* verbindend;

*C. macrocarpa* (lijkt veel op *perieri*) *C. madagascariensis*; *C. schumanniana* (verschillend van de, onder dien naam, in de literatuur beschreven soort); *C. stenophylla* (van belang voor bastardeering); *C. affinis* (een bastaard van *C. stenophylla* waarschijnlijk met *C. liberica*). *C. congensis* (van belang voor bastardeering, doet dit zeer gemakkelijk met *robusta* en verwante); *C. congensis* var. *chalotii* van Madagascar (waarschijnlijk een bastaard van *C. congensis* en *C. canephora*).

#### V. *Coffea*-bastaarden.

De door spontane kruising ontstane bastaarden zijn zoo talrijk, dat het onmogelijk is alle te beschrijven; de auteur beperkt zich tot het noemen van enkele, die handelswaarde hebben. Alle zijn inconstant. De goede  $F_1$  bastaarden worden daarom door enten vermeerderd. Dit geschiedt op de volgende wijze. De top

wordt van een jonge plant afgesneden en het einde van het stammetje gespleten. Een ent wordt van een waterloot gemaakt en in de spleet gezet, het geheel samengebonden en daarover een glazenbuis gezet om de ent tegen regen te beschutten. Soms wordt ook op waterloten van oude boomen in plaats van op zaailingen geënt. Als de ent aangeslagen is wordt de glazen buis weggenomen.

*C. liberica*  $\times$  *arabica*, de eenige, op groote schaal, geplante bastaard. Krachtige groeier. Bladeren kleiner dan die van *liberica*, maar even leerachtig. De boom lijkt in vorm op *liberica*. Vruchten groot, lijken sterk op die van *liberica*. Boonen varieeren in kleur tusschen die der ouders, hebben de groene kleur van *liberica* of een of andere intermediaire kleur. Worden daarom gesorteerd in groene, gele, en intermediaire. Product uitstekend, combineert de sterke smaak van *liberica* met de goede geur der Javakoffie (*arabica*). Vrij hoög percentage looze zaden. Er bestaan verschillende vormen van dezen bastaard.

*C. excelsa*  $\times$  *liberica*, beide soorten gele koffie. Zeer krachtige groeier en sterke drager.

*C. abeokutae*  $\times$  *liberica*, verschijnt vaak in *abeokutae*-velden. Lijkt in habitus op *liberica*, maar heeft rose bloemen, roodachtig jong blad en gestreepte bessen, die grooter zijn dan die van *abeokutae*.

*C. dybowskii*  $\times$  *excelsa*; de eerste zaailingen van een ingevoerden *dybowskii*-boom bleken *excelsa* als vader te hebben. Zeer sterke groeier.

*C. stenophylla*  $\times$  *abeokutae*. *C. stenophylla* bastardeert gemakkelijk. In ieder zaaisel van een boom, die dicht bij andere koffiesoorten gestaan heeft, worden bastaarden aangetroffen.

*C. congensis* var. *chalotii* = *C. congensis*  $\times$  waarschijnlijk *C. caneophora*.

*C. congensis* ♀  $\times$  *ugandae* ♂; alle zaailingen van eenige *C. congensis* boomen, naast *C. ugandae* geplaatst, bleken bastaarden met dezen te zijn.

*C. ugandae* ♀  $\times$  *congensis* ♂; sommige zaailingen der *ugandae* boomen bleken bastaarden met *congensis* te zijn.

*C. robusta*  $\times$  *arabica* var. *Maragopipe*; onder de zaailingen van *robusta* koffie op de Bogor Prada Estate viel één plant, door zijn



sterker groei en breeder bladen op. Deze bleek bovengenoemde bastaard te zijn.

Van bijzonder belang is het gemak, waarmede *Coffea* spontaan hybridiseert, een eigenschap die zij met een andere *Rubiaceae*, *Cinchona* (zie volgend referaat) deelt. L.

---

B. DÜRKEN und H. Salfeld 1921. *Die Phylogenese*. Fragestellungen zu ihrer exacten Forschung. Berlin. Verlag Bornträger.

In afzonderlijke opstellen spreken zoöloog en palaeontoloog hun in menig opzicht overeenstemmende opvatting uit omtrent de stam-ontwikkeling en geven beide een arbeidsprogramma, nadat zij in een gezamenlijke inleiding op de wenschelijkheid van samenwerking gewezen hebben.

Noemt men de hoofdpunten in deze opstellen behandeld, dan is het ten eerste een verdediging der sprongvariatie (saltomutatie door de schrijvers genoemd).

SALFELD kan bij de studie van zijn fossiel Cephalopodenmateriaal geen andere opvatting huldigen; een mutatie in den tijd springt steeds naar voren. Studie van den tijdsfactor in de palaeontologie wordt door SALFELD als eisch gesteld en vergelijkbaar in uitkomst geacht met het experiment van den proefnemer met levend materiaal. Beide onderzoekers komen tot het aannemen van een drempelwaarde der erfelijkheid. Voor genotypische vastlegging is dus een overschrijden van dien drempel noodzakelijk. Schoksgewijze komen de phylogenetische veranderingen tot stand. Is de drempel niet bereikt, dan heeft de individueele verandering geen blijvend gevolg voor het nageslacht. Verder dan hiertoe gaat SALFELD in zijn korte opstel niet, doch Dürken, wiens betoog het grootste deel der verhandeling inneemt, knoopt daaraan vast de mogelijkheid tot *plasmogene* overerving, welke op den duur localisatie in de kern zou kunnen krijgen en de wet van MENDEL als *karyogene* bestanddeel volgen gaat. Eerst in dit laatste geval spreekt Dürken van „genen” en wijst op de plasticiteit van de plasmogene overerving tegenover de starheid van de karyogene. Deze voorstelling geschiedt naar aanleiding van zijn eigen en van L. BRECHER's proeven over veranderingen in de haemolympe van *Pieris* in oranje licht met erfelijke vastlegging; en tevens naar aanleiding van GUYER en SMITH's

bekende proeven over overerving van defecten in de ooglenzen bij konijnen.

Welk weerstandsvermogen „genen” tegen een gewijzigde omgeving hebben, b.v. tegenover een vreemd ei-plasma, waar ze in geraken, wordt aan eenige voorbeelden toegelicht. Een dergelijke genotypische starheid zou zich ook uiten bij de eieren, die zich volgens een combinatie-type klieven (met de mozaïekeieren als meest extreme vorm) in tegenstelling met die, welke het correlatietype vertegenwoordigen en plastisch openstaan voor wijziging.

Deze laatste behooren tot het materiaal, dat volgens DÜRKEN experimenteel in bewerking moet worden genomen. Te trachten door uitwendige invloeden de factoren te wijzigen, welke duidelijk uitgesproken de wet van MENDEL volgen, acht DÜRKEN een vergeefs, dus nutteloos werk; terwijl erfelijke factoren buiten dien regel vallend, hem bij voorkeur geschikt toeschijnen. De *phaenogenetische* studies van HAECKER beschouwt hij werkzaam in deze lijn.

Terwijl SALFELD aan uitwendige factoren voor de phylogenese van den genotypus zoo goed als geen beteekenis toekent, en alles tot inwendige verhoudingen terug wil brengen, staat DÜRKEN door zijn bovengenoemd proefondervindelijk werk, eerder op neo-Lamarckiaansch standpunt, waaraan echter zijn orthogenetische neigingen weer min of meer beperking opleggen. Het woord „orthogenese” wordt echter door den schrijver oogenschijnlijk vermeden. M. A. V. HERWERDEN.

---

KITAHARA (YOSHITAKA). *Über die Entstehung der Zwischenzellen der Keimdrüsen des Menschen und der Säugetiere und über deren physiologische Bedeutung*. Arch. F. Entwicklungsmech. 1923. Bd. 52—97. p. 550.

Het veelbesproken vraagstuk omtrent de rol der interstitiële cellen wordt hier aan een uitgebreid materiaal nog eens van morphologisch-embryologische zijde bekeken. Dit onderzoek bevestigt allereerst de meening, dat de kiemcellen als zwerfcellen van elders afkomstig, eerst later in het z.g. kiempithelium komen te liggen en zelf nooit overgaan in interstitiële cellen. Deze laatste zijn cellen van mesodermale herkomst, die waarschijnlijk in het embryonale bindweefsel van het voortplantingsorgaan in loco ontstaan en gekenmerkt zijn door haar excentrische kern en een duidelijke sfeer.

Bij het mannelijk individu — dit geldt ook voor den mensch — komen ze in het embryonale leven veel vroeger voor dan bij de andere sekse, waar ze eerst laat in het foetale leven verschijnen.

KITAHARA vermoedt, dat de vorming dezer cellen en haar rangschikking geschiedt onder invloed van het kiemweefsel. Van den aanvang af ziet men ze aan den omtrek der kiemstrengen liggen in onmiddellijke aanraking met de bloedbaan. Tegen de opvatting van STIEVE, dat de interstitiële cellen slechts een trophische beteekenis hebben, brengt de schrijver tal van argumenten, aan de literatuur en aan eigen onderzoek ontleend, te berde; o. a. de groote rijkdom aan deze cellen in de eierstok van de vleermuis, die slechts één of twee zeer kleine eitjes per jaar voortbrengt. Toch vindt KITAHARA evenmin bewijzen, dat ze speciaal als verwekkers der secundaire geslachtskenmerken zouden dienst doen.

Er is een andere functie, die hem meer waarschijnlijk voorkomt, waarvoor hij tal van argumenten heeft. Hebben, zoo vraagt hij zich af, deze cellen niet een beschermende functie tegenover de licht aantastbare kiemcellen te vervullen? (b.v. op de wijze, zooals in de lever de cellen van KUPFER de levercellen beschermen, *ref.*).

Dit zou b.v. de vroegtijdige ontwikkeling bij het mannelijk geslacht verklaren waarbij het jonge mannelijk voortplantingsorgaan tijdens zijn ontwikkeling moet worden beschermd tegen de vrouwelijke hormonen van de moeder. Het is immers bekend, dat ook vergiften uit het moederlijk organisme op den foetus kunnen overgaan. Reeds lang is het een vraagstuk, hoe de foetus gevrijwaard wordt tegen de producten van inwendige afscheiding van de moederlijke geslachtsklier. Op overeenkomstige wijze zouden de bovengenoemde rijkelijk aanwezige interstitiële cellen in het ovarium van de vleermuis, dit orgaan beschermen tegen de secretieproducten van de spermatozoïden, die gedurende den ganschen winter door het wijfje vóór de bevruchting in den uterus worden gedragen. Bekend is ook de gevoeligheid van de kiemcellen tegen vergiften, die in het lichaam circuleeren b.v. tegen alcohol. Men heeft reeds herhaaldelijk gevonden, dat bij experimenteel alcoholisme het interstitiële weefsel in de geslachtsklieren aanzienlijk vermeerderd is.

Als werkhypothese kan deze voorstelling van KITAHARA omtrent de functie der interstitiële cellen, waarvoor hij natuurlijk nog meer argumenten dan de hier genoemde geeft, zeker vruchtbaar zijn.

M. A. VAN HERWERDEN.

---



J. C. B. MOENS, *De Kinacultuur in Azie 1843—1882*. Batavia 1882. 4°. 393 pp.

Dat wij hier de aandacht vestigen op dit oude werk, geschiedt omdat daaruit duidelijk blijkt van hoeveel belang een onderzoek naar de *Cinchona*-vormen in de natuur zou zijn. Alle systematici hebben op de moeilijkheid der soortsbegrenzing binnen het geslacht *Cinchona* gewezen en OTTO KUNTZE neemt zelfs aan, dat er slechts 4 „soorten” van dit geslacht bestaan en alle andere bastaarden van deze zijn. Zekerheid omtrent bastaarden in de natuur is er niet, maar zeer zeker is het dat de verschillende op Java en in Britsch Indië ingevoerde soorten spontaan sterk met elkaar gebastardeerd hebben. De oorzaak daarvan, meent MOENS, ligt in het voorkomen van makrostyle en mikrostyle bloemen. Hij zelf maakte de volgende bastaarden kunstmatig: *C. calisaya* × *micrantha*; *C. calisaya* × *succirubra*; *C. Josephiana* × *micrantha*; *C. pahudiana* × *succirubra*; *C. officinalis* × *Ledgeriana*; *C. officinalis* × *succirubra*; *C. officinalis* × *Pahudiana*; *C. ledgeriana* × *succirubra*. Ook merkte MOENS reeds op dat in  $F_2$  splitsing plaats grijpt.

De oms'andigheid, waarop referent hier speciaal de aandacht wenscht te vestigen, is, dat de *Cinchona*'s in hun vaderland in den regel verspreid tusschen andere boomen, soms op grooten afstand van elkaar, voorkomen en er dus een natuurlijke isolatie plaats vindt, die natuurlijk bevorderlijk moet zijn, aan het ontstaan van verschillende, meer en meer constant wordende, typen, alias „soorten” uit een bastaard-generatie.

Aangezien de tropische wouden zich van die der gematigde luchtstreek, onderscheiden door de vele „soorten” waaruit het bosch is samengesteld, biedt ieder tropisch bosch dergelijke isolatie-gelegenheden en zij hier de aandacht der botanici in de tropen op dezen misschien zeer belangrijken factor in de „soortsvorming” gevestigd. Voor zooverre referent bekend, is dit punt nooit nader onderzocht. L.

---

## WIJZE VAN UITGAVE

**GENETICA** verschijnt in twee-maandelijksche afleveringen, waarvan 6 een deel vormen tot een omvang van 36 vel druks.

Verhandelingen, samenvattende overzichten, kritische besprekingen van nieuwe literatuur, boeken en overdrukken ter bespreking, betrekking hebbende op onderwerpen uit de erfelijkheids- en afstammingsleer zoowel als op verwante takken van wetenschap, worden gaarne ingewacht door de Redactie, **Dr. J. P. Lotsy, Arnhemschestraatweg 14, Velp (Gld.)** Voor alle zaken, de uitgave betreffende, wende men zich tot de firma **MARTINUS NIJHOFF te 's-Gravenhage**.

Voor oorspronkelijke verhandelingen is in den regel 3 vel druks beschikbaar, voor overzichten 1 à 2 vel en voor besprekingen, behalve van groote werken, 1 bladzijde. Het honorarium bedraagt f 20.— per vel druks, waarbij tekstfiguren en tabellen als tekst berekend worden. Meer dan 10 overdrukken worden tegen den kostenden prijs in rekening gebracht.

Alle bijdragen in **GENETICA** worden in de Nederlandsche, Duitsche, Engelsche of Fransche taal geschreven; aan oorspronkelijke Nederlandsche verhandelingen moet door den schrijver een kort uittreksel in een andere taal toegevoegd worden.

Van verhandelingen wordt steeds een proef en revisie, van overzichten en besprekingen slechts op uitdrukkelijk verlangen revisie gezonden. Men wordt verzocht de proef of revisie, welke afgedrukt kan worden, onmiddellijk te doen toekomen aan de Redactie.

Ter vermindering van onnoodige correctie-kosten wordt men verzocht bijdragen persklaar, in duidelijk leesbaar, zoo mogelijk schrijfmachine-schrift, in te zenden op aan één zijde beschreven papier.

---

**MARTINUS NIJHOFF**  
**UITGEVER — 's-GRAVENHAGE**

- LOTSY, J. P. — Evolution by Means of Hybridization. 1916. gr. 8vo. In linnen . . . . . fl 4.20  
— Het Evolutievraagstuk. 1921. VIII en 58 blz. 8vo. . . . . fl 1.50  
— De Wereldbeschouwing van een natuuronderzoeker in verband met de voorgestelde wijziging van Art. 192 der Grondwet. 1917. 8vo. fl 2.10  
— Over Oenothera Lamarckiana als type van een nieuwe groep van organismen, die der kernchimèren, benevens beschouwingen over de waarde der genenhypothese in de erfelijkheids- en evolutieleer. 1917. Met 2 afbeeld. kl. 8vo. . . . . fl 1.20  
SIRKS, M. J., Handboek der Algemeene Erfelijkheidsleer. 1922. X en 494 blz. met 5 gekl. platen en 127 afb. 8vo. In heel buckram . . . . . fl 15.—

**NAAMLOOZE VENNOOTSCHAP**  
**VAN DE GARDE & CO'S**  
**DRUKKERIJ**  
**ZALT-BOMMEL**

**HOOFDWERK:**  
**HET GEREEDMAKEN VAN**  
**WETENSCHAPPELIJKE**  
**WERKEN IN VERSCHIL-**  
**LENDE TALEN.**



**DE MEEST UITGEBREIDE,**  
**OOK TABELLARISCHE**  
**WERKEN, GEVEN WIJ**  
**IN HUN GEHEEL IN**  
**PROEF**

**MARTINUS NIJHOFF - BOEKHANDEL - 's-GRAVENHAGE**

Voorhanden:

**ŒUVRES DE PASTEUR.** — Les travaux de Pasteur n'avaient jamais été réunis. Le DR. PASTEUR Vallery-Radot les a rassemblés et classés. Complètes en 7 volumes

Tome I. — Dissymétrie moléculaire. (Avec portrait, 480 pages, nombreuses figures, in-8 gr. . . . . fl. 12.50

Tome II. — Fermentations et Générations dites spontanées. (600 pp., nombr. fig, in-8 gr.) . . . . . fl. 16.25

**WILLIAM BEEBE,** A monograph of the Pheasants. 4 volumes, with numerous coloured plates drawn by Thorburn, Knight, etc. together with maps and numerous photographs by the author.

large 4to. cloth . . . . . fl. 600.—

**H. VAN RIJMENAM = 's-GRAVENHAGE**

TEL. H: 2157

**Speciaal adres voor LUXE BINDWERK**



DEEL V. AFL. 3—4

MEI—JULI 1923

# Genetica

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

ONDER REDACTIE VAN

DR. J. P. LOTSY



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF

1923

## INHOUD

<p>             DUPLICATION OF GENERATIVE NUCLEI BY MEANS OF              PHYSIOLOGICAL STIMULI AND ITS SIGNIFICANCE,              by DR. W. E. DE MOL (with 18 illustrations on 6 plates). . . . .              A CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF SOME SPECIES              AND SPECIES-HYBRIDS OF THE GENUS SACCHA-              RUM, by DR. G. BREMER (with 40 illustrations) II. . . . .              GENETICAL RESEARCH WITH MAIZE, by E. W.              LINDSTROM. . . . .              A PRELIMINARY STATEMENT OF THE RESULTS OF              MR. HOUWINK'S EXPERIMENTS CONCERNING THE              ORIGIN OF SOME DOMESTIC ANIMALS, by J. P. LOTSY              and K. KUIPER (with 14 illustrations on 2 plates). IV . . . . .              BOEKBESPREKINGEN. . . . .           </p>	<p>             Blz.              225              273              327              357              377           </p> <p>             E. BRAINERD and A. K. PEITERSEN, Blackberries of New              England, door J. P. LOTSY. — B. M. DAVIS, Species Pure and              Impure, door J. P. LOTSY. — J. A. HONING, Canna Crosses I,              door J. P. LOTSY. — W. ISSAJEW, Vererbungsstudien an tieri-              schen Chimaeren, door M. A. VAN HERWERDEN. — F. W. OLIVER,              Spartina problems, door J. P. LOTSY. — WALTER SCHEIDT, Ein-              führung in die naturwissenschaftliche Familienkunde, door              G. P. FRETS.           </p>
---	---

---

## BERICHT

Dorénavant „Genetica” publiera les *articles originaux* en Allemand,  
 Anglais, Français ou Hollandais, selon le choix des auteurs.  
 In future *original articles* for „Genetica” can be written in Dutch,  
 English, French or German according to the preference of the  
 authors.  
 Künftighin können, nach Wahl der Autoren, *Originalmitteilungen* in  
 „Genetica” Deutsch, Englisch, Französisch oder Holländisch abge-  
 fasst werden.

---

DUPLICATION OF GENERATIVE NUCLEI BY MEANS OF  
 PHYSIOLOGICAL STIMULI AND ITS SIGNIFICANCE

by DR. W. E. DE MOL  
 (with Pl. I—VI)

TABLE OF CONTENTS

	page.
I. INTRODUCTION . . . . .	226
II. ORIGIN OF THE MATERIAL USED IN THE EXPERIMENTS AND ITS TREATMENT UP TO THE TIME OF FLOWERING . . . . .	227
III. INVESTIGATION OF THE HABIT OF THE LIVING POLLEN- GRAINS; GERMINATION-EXPERIMENTS . . . . .	229
IV. POLLINATION, FRUITING, AND FORMATION OF THE SEED .	234
V. EXAMINATION OF THE MIKROTOME-SECTIONS MADE OF THE ANTHERS WITH ABNORMAL POLLENGRAINS . . . . .	236
VI. CAN A CONNEXION BE DEMONSTRATED BETWEEN THE VERY DIVERSE HABIT OF THE POLLENGRAINS AND THEIR DEVE- LOPMENT? . . . . .	239
VII. THE TREATMENT OF THE SEEDS AND THE CYTOLOGICAL IN- VESTIGATION OF THE SEEDLINGS . . . . .	243
VIII. REMARKS ABOUT THE PRECEEDING CHAPTERS, IN CON- NEXION WITH SOME FACTS KNOWN FROM THE LITTERATURE	247
IX. DOES THE CAUSE OF THE ORIGIN OF THE EXPERIMENTALLY OBTAINED TRIPLOID PROGENY CORRESPOND WITH THAT OF THE ORIGIN OF THE TRIPLOID VARIETIES OF <i>Hyacinthus</i> <i>orientalis</i> WHICH APPEARED IN THE DUTCH CULTIVATIONS?	254
X. ON THE PARALLELISM BETWEEN THE RESULTS OF THE CY- TOLOGICAL-HEREDITARY INVESTIGATION OF <i>Oenothera</i> AND OF <i>Hyacinthus orientalis</i> . . . . .	259
RÉSUMÉ. . . . .	265
Genetica V	15



It will be a matter of theoretical interest to be able to control experimentally the production of chromosomal mutations.

It might also prove to be of considerable economic importance to be able to produce at will the full range of chromosomal mutants in any plants, especially in those which are propagated by vegetative means.

A. F. BLAKESLEE.

## I. INTRODUCTION

Shortly I hope to be able to draw attention to the great significance of *purposely obtained plurinuclear pollen grains*” I wrote in February 1921 (1921 b).

This was written:

- 1°. after it had been shown — in the spring of 1919 — that varieties of *Hyacinthus orientalis*, submitted by the breeders to the influence of special external circumstances, formed pollen grains with a number of nuclei superior to the normal number.
- 2°. after exposure of the single-flowering variety *Yellow Hammer* which is characterised by the production of highly fertile pollen, under normal circumstances, — the percentage of sterile pollen grains then always remaining below 10 — to such physiological stimuli, as caused it to produce pollen grains with several nuclei, or such, which deviated, in a way presently to be discussed, from normal grains.

In the same publication two other remarks, which may here be repeated, were made:

- 1°. All investigated varieties — especially those with single flowers — possessed these abnormal pollen grains only, when they had not been cultivated under normal conditions. In all cases in which the conditions were normal the only difference observable between different varieties, in respect to the pollen, was a greater or smaller degree of fertility.
- 2°. In reference to the production of the abnormal pollen grains mentioned, it made no difference, whether the variety in question was diploid or heteroploid, whether it had single or double flowers (cf. 1921 b. p. 1134 and 1135).

Such abnormal pollen grains were namely found in the case of 9 varieties with single flowers e.g.:

*Général Pélissier*, diploid.

*Yellow Hammer*, diploid.

*Marchioness of Lorne*, diploid.

*Lady Derby*, triploid.

*Nimrod* with 19 chromosomes in the somatic cells.

*City of Haarlem* with 23 chromosomes.

*Charles Dickens*

*Moreno*

*King of the Yellows*

} number of chromosomes not yet exactly de-  
termined.

and in the case of 4 varieties with double flowers, to wit:

*Van Speyk* with 21 chromosomes.

*La Virginité*

*Noble par Mérite*

*Blocksberg*

} number of chromosomes not yet investigated.

In February 1921 the aberrant pollen of the diploid variety *Yellow Hammer* was used for selfing and for the pollination of the diploid variety *Gertrude* with single flowers, which had been cultivated under normal external conditions.

*The latter pollinations produced some descendants, which in contrast to the DIPLOID parents, were TRIPLOID.*

It was this fact, which made me pronounce the hope that further facts would come to light.

## II. ORIGIN OF THE MATERIAL USED IN THE EXPERIMENTS, AND ITS TREATMENT UP TO THE TIME OF FLOWERING

It is, in connexion with our subject, of importance not only to know, but to see at a glance of the varieties mentioned in the experiments: 1°. whether they were cultivated under *normal* or under *abnormal* conditions; this will be indicated by *n.* and *abn.* respectively ;2°. their *origin*; this will be indicated by the *initials of the names of the firms* from which they were obtained.

The following example may show how these designations will be used throughout the text:

On the 15th of September 1920 were planted:

12 bulbs of the variety *Gertrude* (*Gertrude n. V. W. L.*) and 5 of the variety *Yellow Hammer* (*Yellow Hammer n V.W.L.*) which therefore means, that these bulbs had been bred by the firm M. VAN WAVEREN

and SON at Hillegom (Leeuwenstein); furthermore 7 bulbs of the variety Yellow Hammer (*Yellow Hammer n. N.*) obtained from the firm P. NELIS and SON at Heemstede, while in addition were planted 2 bulbs of the variety Homerus (*Homerus n. D.*) bred by MR. CHR. DOES at Voorhout.

None of these bulbs had been exposed to abnormal conditions. Besides these, were planted:

10 bulbs of the variety Yellow Hammer (*Yellow Hammer abn. N.*), also bred by the firm P. NELIS and SON, already mentioned; these bulbs had been taken up on the 14th of June 1920, in unripe condition e.g. while the leaves were still green; subsequently they had been exposed, during two weeks, to a temperature, oscillating between 82° and 87° F.; followed by exposure, during two weeks also, to a temperature between 78° and 82° F., and afterwards, during 3 weeks, to a temperature as close to 70° F. as possible; after treatment the bulbs were kept, up to the time of planting, in a dry locality which was not heated artificially.

Finally 10 bulbs were planted of the variety Yellow Hammer (*Yellow Hammer abn. W.*) procured from the breeder J. WIEDEMEYER at Hillegom, which — like the last mentioned bulbs of the firm NELIS — had also been taken up in unripe condition on the 14th of June 1920; these were, during the first subsequent two weeks, not exposed to any unusual temperature, but put to dry in the upper story of a bulb-house; from the 1st of July to the 20th of that month, they were heated up to 65° to 70° F., subsequently this heating was suspended until the 10th of August; after that they were again exposed, during a period of two weeks, to a temperature of 70° F.; while finally they were treated like the former ones.

All bulbs were planted singly in pots; the pots were dug into the soil, and covered by a layer of turfdust, to protect them against night-frosts. When, in March 1921, the flowerbuds had developed so far that the flowers began to move apart, and that that part of the flower stem, which is situated below the flowers, began to appear, the pots were taken from the soil and placed in a room, from which, during the time that the experiment lasted, all other kinds of hyacinth-flowers were severely banished. Each inflorescence was isolated by a bag of parchmentpaper. Just before the thecae began to rupture, that part of the perigonal tube, on the inside of which the filaments of the stamina are inserted, was cut off.



During the second half of January 1921 one specimen of *Yellow Hammer* *abn. N.* and one of *Yellow Hammer* *abn. W.* were taken from the soil and forced into flower. For this purpose they were placed in a glasshouse with a temperature oscillating between 62° and 77° F. The grade of humidity was high in that house. On the 3d of February the lower flowers of the inflorescence had fully expanded within the protecting bags.

In the same glasshouse there were, during the first half of January, 10 specimens of the variety *Gertrude* each of which produced one inflorescence (*Gertrude abn. N.*). They had been bred by the firm P. NELIS and SON and had been submitted to the same treatment as those of *Yellow Hammer abn. N.*; more over these plants had been forced into early flowering by the firm mentioned, which sent them to me, just before the flowers began to expand. During flowering, the temperature oscillated in the glasshouse between 59° and 73.5° F.

The two specimens of *Homerus*, a diploid variety, by its nature an early flowering one, were also placed in the hothouse.

The two varieties mentioned in Chapter I, the chromosomenumber of which has been determined, and the varieties *Gertrude*, *Yellow Hammer* and *Homerus*, mentioned in Chapter II have been more fully described in the publications 1920 b and 1921 a of the list of literature.

### III. INVESTIGATION OF THE HABIT OF THE LIVING POLLENGRAINS; GERMINATION EXPERIMENTS

#### a. *The different conditions under which the pollen can occur.*

In the communication, sub 1921b in the list of literature, attention was called to the fact that diverse transitions may exist between normal and abnormal pollen. If we care to distinguish initial — intermediate — and final stages these might be characterised as follows:

- 1°. the pollen is normal in shape; fertile and sterile grains are present; the latter are large and ellipsoidal, they make the impression of having died at a late stage of development. The percentage of sterile grains, depends, as has been said already, on the variety used; in the case of the varieties *Gertrude*, *Yellow Hammer* and *Homerus* e.g. those with which we experimented, it remains below 10 %;
- 2°. besides large ellipsoidal sterile pollengrains, smaller ellipsoidal and

globular or tetrahedral grains occur; these smaller sterile pollen-grains not rarely stick to the fertile ones, so that one may presume that they died at an early stage of development, when the tetrad cells had not yet loosened their connexion, were not yet fullgrown; fertile pollen-grains are still in the majority;

- 3°. sterile pollen-grains of different shape and size predominate, pointing to a partly early, partly late dying off, *in addition large globular pollen-grains, filled with starch-grains, occur*;
- 4°. the abnormal pollen in its most perfect shape.

These different stages of pollen-condition are usually the same in all the anthers of a flower. It has already been described in the publication, repeatedly mentioned, how the stages may differ somewhat in different flowers of an inflorescence.

b. *The habit of the pollen with which we experimented.*

In order to investigate the pollen alive, it, usually taken from some flowers lower down and higher up at the inflorescence, was put into a drop of water, or, when it was of importance to distinguish the nuclei clearly, into a drop of methylgreen-acetic acid and examined under the microscope.

It turned out, that the pollen of *Homerus n. D.*, of *Gertrude n. V. W. L.*, of *Yellow Hammer n. V. W. L.* and of *Yellow Hammer n. N.* was perfectly normal and that less than 10 % of it was sterile.

Quite different was the condition of the pollen of *Gertrude abn. N.*, which had been induced to flower in January in the glasshouse. This pollen proved to be sterile to a considerable percentage. The sterile pollen-grains were of diverse shape and size. Probably, sporadically, large, globular pollen-grains, filled with starchgrains, and pollen-grains with several nuclei occurred. This however could not be determined with certainty as, through the forcing of the bulbs, the pollen-grains stuck together to smaller or larger masses, which could not, even not by means of preparation-needles, be put apart.

The pollen of *Yellow Hammer abn. N.* showed clearly the transition from normal to abnormal. All the kinds of pollen-grains, mentioned sub 1°—4° did occur. Depending on the kind of flowers investigated, normal fertile grains or mature and immature sterile ones were in the majority. Such was never the case with the large, globular pollen-grains, filled with starch, or with the plurinuclear ones.

It should be remembered, that one of the inflorescences of *Yellow*

*Hammer abn. N.* was forced into flowering in the latter part of January in the hot, humid glasshouse. The proportion of the different kinds of pollengrains in this inflorescence did not differ from the proportion in the other non-forced inflorescences. It struck us however, that many of the plurinuclear pollengrains had begun to germinate inside of the still un-opened anthers.

Comparison between the pollen of this latter inflorescence and that of the other ones consequently shows that *forcing at a late stage of development does no longer influence the proportion between the different kinds of pollengrains.*

Extraordinarily interesting was the sight of the pollengrains of *Yellow Hammer abn. W.* No matter which flower or which anther was examined, normal, fertile, pollengrains were always much in the minority. In some cases they were quite absent. The large, globular pollengrains, full of starch, always occupied, together with the plurinuclear grains, most of the room in the field of vision. Between these, sterile pollengrains of all shapes and sizes floated. The plurinuclear pollengrains, especially those, which occurred in the inflorescence forced into flowering, simultaneously with the one just mentioned of *Yellow Hammer abn. N.* in the hot, humid glasshouse, had often more or less completely germinated, forming a wide, bladderlike tube. In a drop of methyl-green-acetic acid, but also in a drop of plain water, frequently 4 or more globular nuclei — usually 4 — were visible. In a drop, consisting of a diluted solution of iodine-potassium iodide the behaviour of the large globular pollengrains was especially striking. Their starch grains stained immediately blue-black and as the pollengrains were stuffed full with them, the contours of the starchgrains were lost after staining and these pollengrains floated as large, black globes in the preparation. Whenever such a globular body bursted, the whole field of vision became filled by the escaping starchgrains. (Cf. the description of the corresponding abnormal pollen of the variety *Nimrod* on p. 1125 of publication 1921b).

The anthers were hardly ever so well developed as those of plants treated normally. In connexion with the presence of so large a number of sterile pollengrains, they usually had a smaller circumference and consequently a somewhat ribbonshaped aspect. Consequently it was usually possible to draw conclusions as to the quality of the pollengrains, from the external aspect of the anthers.



After this preliminary investigation of the habit of the pollengrains it was decided to use for pollination:

- 1°. the pollen of *Yellow Hammer n. V. W. L.*
- 2°. „ „ „ *Yellow Hammer n. N.*
- 3°. „ „ „ *Yellow Hammer abn. N.*
- 4°. „ „ „ *Yellow Hammer abn. W.*
- 5°. „ „ „ *Gertrude abn. N.* (for selfing only).

This choice was based on the following considerations:

In the first place it was intended, to use for pollination, in sharp contrast to the *normal pollen* (*Yellow Hammer n. V. W. L.* and *n. N.*), the most characteristically abnormal pollen of *Yellow Hammer abn. W.*

In the second place, I did not wish to neglect the pollen of a more mixed nature (that of *Yellow Hammer abn. N.*) in pollinating, as this might possibly throw light on the question whether, when normal fertile and abnormal, also fertile, pollengrains were simultaneously present in about equal numbers, the generative nuclei of the former or of the latter category would fertilise best.

As abnormal, fertile, pollengrains, I consider, for reasons to be explained in Chapter V, both the large, starch-filled, globular pollengrains and the plurinuclear pollengrains. I also hope to state, presently, on which grounds I have reason to suppose, that the abnormal treatment of the plants did not influence the female gametes in a similar way as the male ones.

*c. The artificial germination of the pollengrains.*

Evidently, it was of great importance to determine the germinating power of the abnormal fertile pollengrains, especially in comparison with the normal fertile ones.

Pollengrains of plants, last mentioned sub 1°—4°, were for this purpose cultivated in hanging drops in canesugar-solution. As far as germination is concerned, the pollen of the forced inflorescences of *Yellow Hammer abn. N.* and *abn. W.* behaved exactly as that of the other of these categories. The pollen was examined at the end of 24 hours. The result was as follows: in a solution of 20 % of sugarcane a number of pollengrains could be induced to germinate, the normal ones formed tubes of normal width, the tubes of the plurinuclear ones were wider. In their, frequently bladderlike, tubes the nuclei could not rarely be clearly seen.

The length of the pollentubes was very different:

in a solution of 15 % a large number of pollengrains of both kinds,

had also germinated but their number was smaller than that in a 20 % solution of cane-sugar;

in a 10 % solution, I saw but a few plurinuclear pollengrains, which had germinated; here also they had formed distended tubes;

in a 5 % solution some plurinuclear pollengrains also had germinated but the tubes had attained but a very small length; usually the intine protruded but little through the point of rupture of the exine.

Moreover a positive result was often obtained, when the pollen was put into a hanging drop containing a small crystal of cane-sugar.

It results not only from these germination experiments, that abnormal, plurinuclear, pollengrains are able to sprout as well as normal fertile ones, but also that they can be more easily induced to sprout in a solution of cane-sugar than the latter.

It has been mentioned already, that multinuclear pollengrains were seen to have frequently sprouted when still inside of the unopened anthers of *Yellow Hammer abn. N.* and *abn. W.* The fact, that ripe, plurinuclear, pollengrains from opened anthers could be induced to sprout in canesugar-solution made me hope, that such pollengrains might be able to fertilise eggcells.

As to the germination-power of the large globular pollengrains, filled with starch grains, but little could be determined. It resulted from the presence of free floating numerous starchgrains in the sugar solution that they had frequently bursted, in the way they did in water. Whether they ever sprouted, and, if so, whether they formed a pollentube of the type of the normal fertile pollengrains or of that of the abnormal, plurinuclear, ones could not be determined. From the fact that pollentubes of normal aspect differed greatly in their dimensions one might perhaps conclude to the former of these two alternatives, but it may not be lost out of sight that such differences also occur when normal fertile pollengrains only, germinate. On the other hand, the fact that sometimes pollengrains — the circumference of the exine of which was equal to that of the plurinuclear pollengrains — were observed with a bladderlike tube full of starch-grains, one might feel inclined to prefer the latter alternative.

This point will have to be investigated anew.

## IV. POLLINATION, FRUITING AND FORMATION OF THE SEED

With the exception of a plant of *Yellow Hammer* *abn. N.*, of 1 bulb of *Yellow Hammer* *abn. W.*, of 10 specimens of *Gertrude* *abn. N.* and of two of *Homerus*, all the other plants flowered in the second half of March and in the first half of April 1921. Before and during pollination the investigation of the pollen, described in Chapter III, took place and also the fixing of the anthers destined for the cutting of mikrotome-sections.

The great degree of self-sterility which characterises the varieties of *Hyacinthus orientalis* (cf. 1922a) was not known to me at that time. Consequently selfing was not omitted; and I shall report the results here, for two reasons, 1°. because the proof of self-sterility already furnished in the publication mentioned, is strengthened by those results, 2°. because they show, that abnormal fertile pollengrains are unable to lessen the grade of self-sterility.

a. *The selfing of Gertrude.*

The flowers of the 10 inflorescences of *Gertrude* *abn. N.* were selfed, which was even repeated some times in the case of the lower flowers.

No seed was formed.

b. *The pollination of Homerus with Yellow Hammer.*

Of the two inflorescences of *Homerus* *n. D.* the flowers were pollinated with pollen of *Yellow Hammer* *abn. W.* No seeds.

c. *The pollination of Gertrude with Yellow Hammer.*

The 13 inflorescences, which flowered on the 12 bulbs of *Gertrude* *n. V. W. L.* — one bulb made two inflorescences — were pollinated as follows:

8 inflorescences with pollen of *Yellow Hammer* *abn. W.*, with the restriction that of two inflorescences, half of the flowers — the upper half — was selfed, this selfing producing no seeds. Three of the 8 inflorescences developed fruits which gave respectively 198, 93 and 21 ripe and apparently good seeds. The inflorescence producing but 21 seeds was one of the two which had partly been selfed.

2 inflorescences, pollinated with *Yellow Hammer* *abn. N.* gave 428 probably good seeds.

2 inflorescences, pollinated with *Yellow Hammer* *n. N.* gave respectively 358 and 90 apparently good seeds.



- 1 inflorescence with *Yellow Hammer n. V. W. L.* produced 90 seeds.
- d. *The selfing of Yellow Hammer.*
- α. *Yellow Hammer n. V. W. L.* pollinated autogamously and geitonogamously. The 5 bulbs of *Yellow Hammer n. V. W. L.* formed 9 inflorescences which were pollinated thus, in the first half of April: 4 were selfed; 3 with the pollen of *Yellow Hammer abn. W.*; 1 with that of *Yellow Hammer n. V. W. L.*; of the 9th inflorescence, the upper flowers were pollinated with *Yellow Hammer abn. N.*; of the lower flowers, which had been pollinated with *Yellow Hammer abn. W.*, the ovary had increased visibly in size on the 27th of April, but no good seeds were formed. One selfed inflorescence gave 3 apparently good seeds.
- β. *Yellow Hammer n. N.* pollinated autogamously and geitonogamously. Of the 11 inflorescences, formed by the 7 bulbs of *Yellow Hammer n. N.*, 9 were selfed on April 4. In the case of two inflorescences, the perigonal tube and stamina were not cut off, and the pollination took place by pressing the pollen each time, by means of a clean brush, on to the stigma; of the 10th inflorescence the flowers were not pollinated artificially, they remained enclosed in the parchment paper bag, all through flowering. Notwithstanding the fact that the flowers of this inflorescence and those of one of the 9 inflorescences mentioned first, had the ovaries considerably swollen, not a single seed was obtained.
- γ. *Yellow Hammer abn. N.* autogamously and geitonogamously pollinated. The 13 inflorescences, formed by the 10 bulbs of *Yellow Hammer abn. N.*, were all selfed in the first half of April. As a rule, here also, the perigonal tube with the stamina was cut off. Of 10 inflorescences the flowers were pollinated autogamously; one of these was produced by the plant, which had been forced into flowering in the hothouse; another plant was pollinated in such a way, that, proceeding from below upwards, the perigonal tube was removed of but half of the flowers, while the other flowers were pollinated by means of a brush, as described. The flowers of the other three inflorescences were pollinated geitonogamously, in such a way that the flowers of two inflorescences received pollen produced by the same inflorescence, while the flowers of one inflorescence were pollinated by pollen of other inflorescences.

8. *Yellow Hammer abn. W.* autogamously and geitonogamously pollinated. The 10 bulbs of *Yellow Hammer abn. W.* produced 18 inflorescences, of which 15 were pollinated autogamously, 2 geitonogamously on the 11th and 12th of April. On the 12th of May the ovaries of 11 inflorescences were not, those of 5 were somewhat enlarged, while the 17th inflorescence had formed a considerably swollen fruit, which later produced 1, apparently good, seed. The 18th inflorescence, formed on the plant in the hot, humid glasshouse, ripened very slowly one fruit, which contained a single seed. This seed however was very large, much larger than any I have ever seen on a diploid hyacinth-variety.

We have seen that one bulb frequently forms more than one inflorescence. It is therefore a low estimate, when we suppose that each bulb has produced on the average 50 flowers, which could be pollinated, so that at least 2800 flowers have been pollinated. The pollination with the abnormally treated *Yellow Hammer*-plants was no easy task. The stamens of these were, at the beginning of the anthesis, soft and, as has been said, somewhat ribbon-shaped and soon shrivelled and became hard. The pollen was then usually removed from them by means of preparation-needles while the anthers were on a glass slide, which was subsequently gently rubbed over the stigma of the flower to be pollinated.

It is perhaps not superfluous to state that all plants of *Gertrude* (with single red flowers) and all of *Yellow Hammer* (with single yellow flowers) are derived from one seed, and consequently are clones of a single individual. The terms autogamous and geitonogamous pollination were consequently legitimately used.

#### V. EXAMINATION OF THE MIKROTOME-SECTIONS MADE OF THE ANTHERS WITH ABNORMAL POLLENGRAINS

It will be understood, that for this purpose, preferably anthers of *Yellow Hammer* were used. Accordingly, some flowers of the plant of the humid, hot glasshouse were fixed in alcohol-acetic acid. On the 3d of February 1921 after embedding in paraffine, they were cut into sections, 15—20  $\mu$ . thick. These sections were stained with Heidenhain iron-haematoxyline, all of which manipulations were kindly executed by my wife.

It was now much easier to study the contents of the anthers and of the pollengrains. In the sterile pollengrains a dead nucleus could often be observed.

The few normal, fertile pollengrains showed nothing out of the way. They possessed, as usual, a globular vegetative nucleus. Within the generative cell, which, depending on the stage of development, had either separated itself, by means of a wall of the shape of a watchglass, at one of the most curved extremities, from the vegetative cell or was lying, as a spindle-shaped body, near the vegetative nucleus, a generative nucleus was present which had the shape of a longitudinally stretched ellipsoid. The longest axis was sometimes 6 to 7 times as long as the small axes were. The vegetative nucleus, was, owing to the greater laxity of the chromatine, stained lighter than the generative one.

Besides the many sterile and the few normal fertile pollengrains, abnormal plurinuclear and large globular ones, especially, were present.

About the plurinuclear pollengrains the following was ascertained:

As I had chosen the anthers of the *Yellow Hammer* *abn. W.* forced into flower in the warm, humid glasshouse, many of the observed plurinuclear pollengrains had already sprouted. (Cf. Chapter III).

Frequently the nuclei had entered already into these tubes, where they could easily be observed. In size and shape they could always best be compared with the vegetative nucleus of a normal, fertile pollengrain. In most cases 4 of these nuclei were present, but 5—8 have been observed; there were also pollengrains with 2 such nuclei. The abnor-



Fig. 1.

Fig. 1. Camera lucida drawing of the pollengrain of mikrophoto n°. 5. Explanation see there. In the two nuclei at the extreme left of the drawing no nucleolus could be observed.  $\times 525$  approximately.

malicity consequently consisted in the facts, that the two nuclei present were globular, that they were not separated by means of a cell wall, that the pollentube, when present, was distended and that the exine



had often a strikingly large circumference. Not rarely the nuclei were separated from one another by considerable intervals. When 4 nuclei were present, one was sometimes lying at some distance from the three other ones and was larger than these. Such a large nucleus frequently was lying in the endpart of the pollentube, while the other, somewhat smaller ones, had remained in the pollengrain or had only just entered into the pollen tube.

Not only sterile pollengrains were seen everywhere between these plurinuclear ones, but they were also accompanied by the large globular pollengrains full of starch. The study of the latter especially was favored by the mikrotome-sections, as the starch grains no longer hid the other contents so completely from view as in the living grains. It could now distinctly be seen, that these pollengrains resembled, as far as their contents were concerned, most closely the normal fertile grains. Just as these, they contained a globular, vegetative, and an ellipsoidal generative nucleus. The similarity was strengthened by the differences in depth of staining, caused by the laxity of the chromatine and by the proportion between the longitudinal axis and the short ones of the generative nucleus, as well as by the presence of a spherically curved wall between the two nuclei present. Sometimes 2 generative nuclei were observed.

Two points of considerable difference must however be mentioned. In the first place, as has been said already, these pollengrains had a globular shape while normal fertile grains are ellipsoidal. They were also much larger than the latter, in connexion with which, as could clearly be seen now, the vegetative nucleus and the generative one — the compactness of the chromatine of which, as was shown by the depth of staining, was comparable to that of the nuclei of the normal fertile pollengrains — reached approximately a volume twice as large as that of the normal generative and vegetative nuclei. The globular, vegetative, nucleus was best comparable, as far as its size was concerned, with the nuclei, occurring in the cells of the roottips of diploid varieties of *Hycinthus orientalis*. I have not succeeded in determining the number of chromosomes in division stages of these nuclei, but it could be made out with certainty that it was superior to 10. When in the plurinuclear pollengrains a globular nucleus divided, it showed its composition out of 8 chromosomes. *I conclude from these observations, that the large, globular pollengrains are diploid, that therefore, their vegetative and genera-*

*tive nuclei, are composed, just, as the nuclei of the somatic cells of these*

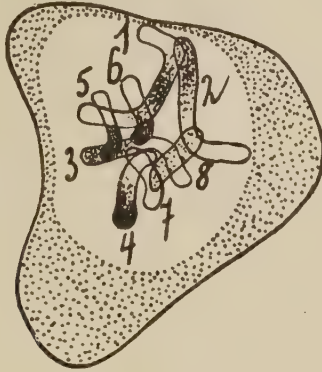


Fig. 2.

Fig. 2. Camera lucida drawing of the nucleus of mikrophoto n°. 8. Explanation see there. The numbers 1—4 indicate the long chromosomes; 5—6 those of medium size and 7—8 the small ones.  $\times 1050$  approximately.

*varieties, of 16 chromosomes, 8 of which are long, 4 of which are of medium size and 4 of which are small.*

#### VI. CAN A CONNEXION BE DEMONSTRATED BETWEEN THE VERY DIVERSE HABIT OF THE POLLENGRAINS AND THEIR DEVELOPMENT?

The occurrence in the same anther of:

- 1°. small tetrahedral and ellipsoidal sterile pollengrains;
- 2°. pollengrains, provided with two haploid, globular nuclei;
- 3°. large, ellipsoidal, sterile pollengrains;
- 4°. normal, fertile pollengrains;
- 5°. pollengrains with more than two haploid, globular nuclei;
- 6°. large, globular, diploid pollengrains;

raised the important question whether a logical explanation for these simultaneous occurrences could be found.

This seems to me the more important, as some investigators, perhaps under the suggestion of certain existing hypotheses, connect the origin of diploid sexual nuclei in the case of diploid plants, without further consideration, with the dropping out of the reduction-division.

It seems to me however, in connexion with the simultaneous presence of the different kinds of pollengrains enumerated sub 1°—6°, that a close relation between their origin must exist, and that this relation can best be sounded, if we imagine a normal reduction-division to occur.

Readily admitting, that the first words only about the probable mode of development can be said, that complete cytological proof is not yet available — see below — I lean, after mature reflexion, towards the following opinion:

Heterotype and homotype division proceed normally, the abnormal circumstances to which the plants have been exposed — one remembers the cases of *Yellow Hammer abn. N. and abn. W.* — notwithstanding, so that normal tetrads, each in the possession of a haploid nucleus, are formed. The physiological stimulus, to which the flowerprimordia for the next season are exposed inside of the bulb, influences however the further development of the tetradcells and their nuclei. It sharpens the struggle of existence between the tetrads. While it impeaches the further existence of, frequently a large, part of the tetradcells it furthers excessive development of another part, not influencing that of the rest.

If we accept this view, the influence of the physiological stimulus will be made clearer to us, if we tabulate its possible effects as follows:

- A. the tetrad nucleus does *not* reach the division-stage . . . . 1°.
- B. „ „ „ *does* reach the division-stage
  - a. but *one* longitudinal splitting of the chromosomes occurs
    - α. no generative cell is formed . . . . . 2°.
    - β. a generative cell is formed . . . . . 3° and 4°.
  - b. *more than one* longitudinal splitting of chromosomes occurs
    - α. no generative cell is formed . . . . . 5°.
    - β. a generative cell is formed . . . . . 6°.

The numbers 1°—6° correspond to the ones used at the beginning of this chapter.

The observed effects were:

- 1°. Small, tetrahedral and ellipsoidal sterile pollengrains; these died already at an early stage; the whole tetrad is not always affected, as can be deduced from the sticking of these small grains to fertile ones.
- 2°. Pollengrains with 2 haploid, globular nuclei, corresponding to the vegetative nucleus of normal fertile pollengrains.
- 3°. Large, ellipsoidal sterile pollengrains; they died at a later stage than the ones mentioned sub 1°.
- 4°. Normal, fertile pollengrains.
- 5°. Pollengrains with more than 2 haploid, globular nuclei, the great



similarity of these pollengrains and of their content with those mentioned sub 2°, confirms the origin of the first (5°) from the latter (2°); in most cases the nuclei have divided once completely, so that 4 daughternuclei are formed; occasionally these 4 nuclei have all divided again; frequently not all of them, but 1, 2 or 3 have divided. The similarity between the pollengrains sub 2° and 5° is enhanced still by the fact that they form not rarely, before anthesis, shorter or longer, distended, pollentubes.

- 6°. Large, globular, diploid pollengrains. The occurrence of a large number of the pollengrains mentioned sub 2° and 5° was, as far as I could ascertain, in the years 1919, 1921, 1922 and 1923 always accompanied by the presence of a large number of these diploid grains. The mode of origin of the latter will consequently probably be closely related to that of those enumerated sub 2° and 5°. It therefore seems to me probable that these diploid pollengrains arose in the following way: the 8 chromosomes of the nucleus of the tetradcell or of the young pollengrain have undergone longitudinal splitting; before or during anaphase, the physiological stimulus has acted as a brake; as a consequence the formation of 2 daughternuclei was impeded, but the mother nucleus became doubled by the finished splitting of the chromosomes. Just as mechanical or chemical stimuli, cause the appearance of syndiploid nuclei in somatic cells, so physiological stimuli cause the appearance of synhaploid — in casu diploid — nuclei with 16 chromosomes in generative cells. After this, the diploid generative cell has behaved as a normal haploid generative cell. And so we find, as has been told already, just as in the normal haploid pollengrain, in the diploid one, a globular less deeply staining, but twice as large, vegetative nucleus, which has been separated by a spherically curved wall, from an, also twice as large, generative nucleus.

It is however not impossible, that in order to be able to behave in the normal way e.g. to reach a stage of rest, a considerable time before anthesis, stimuli are necessary, similar to the physiological stimulus which caused the blocking, just described, of the complete nuclear division.

The subdivision made, is, as must be mentioned, chiefly based on the degree of activity of the generative nuclei before anthesis. While we see, in normal cases, the nuclei enter into a certain phase of

rest after the formation of the generative cell, this phase is, in abnormal cases, postponed or even, never reached. The biological regulator, which acted so precisely in normal cases, has got out of order and this favors the formation of the different kinds of pollen-grains mentioned.

As well as the physiological stimulus has caused, in the pollen-grains sub 5°, *numerical* multiplication and, usually, duplication of generative nuclei, so it is the cause of duplication *of the size* of the pollen-grains sub 6°. Both phenomena, are comprised in the term „duplication of generative nuclei”, here used.

In the case under discussion, the following alternative interpretation will probably appeal most to those who consider the dropping out of the reduction division a *conditio sine qua non* for the origin of diploid generative nuclei.

The physiological stimulus makes the reduction division drop out. The pollen-mothercell and its content are thereby transformed to large, globular diploid pollen-grains. Pollen-grains with 2 or more globular, haploid nuclei arise, when, after reduction division, which in these cases proceeds regularly, the normal development of the tetrad-cells becomes blocked. This may happen when the diad-stage has just been reached (in the case of the pollen-grains with 2 globular haploid nuclei), in most cases however 4 globular, haploid nuclei are formed, but no cellwalls are formed for their separation. Not infrequently these nuclei divide again.

In this way also, the modes of origin of these 2 kinds of abnormal pollen-grains are brought under one point of view. A connexion of some kind, can, no matter how one may wish to explain the mode of development, not be denied, in my opinion.

If we prefer this explanation, we are forced to assume, that the pollen-mothercells themselves are able, to form an exine and intine and to germinate. Moreover, the determination of the connexion between the origin of these abnormal fertile pollen-grains and the dying off of the younger and older normal pollen-grains seems to me to be more difficult in this than in that of the former attempt to explain things. Evidently both explanations are liable to modification in detail. In respect to the former, one might assume that the phenomenon of synhaploidy did not appear, before the generative cell had segregated from the

vegetative one, but this supposition does not seem so logical to me as the other one.

Also, on the ground of a rather extensive study of the reduction-division of the pollenmothercells of the hyacinth-varieties:

*Marchioness of Lorne* (diploid),

*Grand Maître* (triploid),

and *L'Innocence* with 27 chromosomes in its somatic cells, I am now of opinion, that the abnormal pollengrains arose in the way first suggested.

The plants, namely, the reduction-division of which was investigated, were purposely submitted to about the same abnormal circumstances as *Yellow Hammer abn. N. and abn. W.* I have never been able to find irregularities, occurring during the different phases of the reduction-division, for which, in my opinion, the abnormal treatment of the plants could be held responsible. The impediments in the heterotype division of the investigated heteroploid varieties during anaphase (cf. what has been said of the reduction division of *L'Innocence* in the publication 1920a and 1921a) occur both in the case of normally and abnormally treated plants.

The abnormalities which occurred after the formation of the tetrad cells, both in the diploid variety *Marchioness of Lorne* and in the heteroploid varieties *Grand Maître* and *L'Innocence*, were due, when not entirely, at least partly, to the abnormal treatment.

## VII. THE TREATMENT OF THE SEEDS AND THE CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF THE SEEDLINGS.

After having thus obtained, purposely, plurinuclear haploid pollengrains and diploid pollengrains, and after having pollinated with pollen containing these abnormal grains in excess or in a minority, as well as with pollen not containing them, the first work to do was to sprout the seeds and to study the somatic cells of the seedlings cytologically with the view to determine their chromosomenumber. This might allow us to conclude, with some considerable degree of probability, whether we are able to force diploid parentplants to produce pluriploid descendants and if so, to which degree.

To this end, the seeds harvested in May and June were sown Oct. 19, 1921 in small flowerpots, 5 seeds in each. To protect the soil of the



pots against dessiccation and the seedlings against the attacks of insects, the pots were put in low boxes filled with river-sand. These boxes were put in a moderate hotbed, the temperature of which was kept just above the freezingpoint.

On the 5th of January 1922 more than 20 seedlings appeared already above the soil. Whenever, subsequently, 20 to 30 seedlings appeared, fixation in Flemming took place. To this end the stem was always separated from the roots and all roots and a number of stems were fixed and subsequently embedded in paraffine. Seedlings the roottips of which had been cut off, but the seed and the nonfixed parts of which had remained intact, were planted again to see whether they were able to continue to grow. This was the reason why I did not sprout the seeds in a simpler way, for instance in Petri-dishes, by which method an equally large number of seedlings might have been obtained, but which would probably have produced less vigorous seedlings. In this way I succeeded in keeping 62 plants alive; it need not be said that the keeping alive of the investigated seedlings can be of considerable importance. Lack of leisure forced us to postpone the cutting of the sections and their investigation. In Dec. 1922 and January 1923 the investigation was continued, my wife again kindly making most of the preparations, while a preliminary investigation of them was partly made by Miss M. W. SCHUTTE.

Now, in May 1923, preparations of 160 roots have been made and investigated. THREE <sup>1)</sup> OF THEM CONTAINED TRIPLOID NUCLEI, ALL FROM THE CROSS *Gertrude n. V. W. L.* ♀ × *Yellow Hammer abn. W.* ♂.

In 2 of these roots it was clearly seen, that of the 24 chromosomes, 12 were long, 6 of medium size and 6 short. Of by far the greater number of the 157 other roots it could be established that the nuclei were diploid, e.g. that they contained 16 chromosomes of which 8 were long, 4 of medium size and 4 short. It need not be said, that it is not easy, to determine this in all cases, after investigation of 30 to 40 transverse-sections of 20  $\mu$ , together forming the division-zone of the roots.

In cases where no certainty could be obtained, the seedlings were counted as diploid ones. I felt justified to do this, the more so as I found *that the nucleoli are reliable guides in the determination of the di-*

---

<sup>1)</sup> After this had been written a 4th and 5th triploid has been found, showing distinctly 24 chromosomes, 12 of which are long, 6 have medium size and 6 are short.

*ploid or the triploid nature of a nucleus*, a fact, about which I hope soon to give further information.

A perusal of the table on the next page, giving a résumé of all crosses and self fertilisations, of the number of flowers treated, the number of



Fig. 3.

Camera lucida drawing of the nucleus of mikrophoto n°. 18. Explanation see there. The numbers 1—12 indicate the long chromosomes, 13—18 those of medium size and 19—24 the short ones.  $\times$  2240 approximately.

seeds obtained, of those sprouted etc. will teach us 1°. that hyacinth-varieties are selfsterile to a considerable degree and 2°. that by no means all apparently good seeds sprout. Seeds which did not sprout in 1922 and were left in the pots until 1923 did not sprout either.

It was thought advisable to publish this result now and not to postpone publication until the other roots had all been investigated, as I dispose of too little leasure, to be able to complete the investigation within a reasonably short time, the less to, because the pollination-experiments have been continued in 1922 and 1923.

At the present time, heteroploid varieties of *Hyacinthus orientalis* (Cf. 1920b, especially) are chiefly cultivated, so that it seems to me desirable to point out that every precaution has been taken to prevent, that the diploid varieties, used in the experiment, should be pollinated by pollen of heteroploid varieties, which could cause the forming of a heteroploid seedling.

Pollinations.	Number of bulbs.	Number of inflorescences.	Number of flowers.	Number of seeds.	Number of seedlings, all of which were fixed.	Number of roots examined.	Number of diploid and triploid seedlings.
Crosses.							
<i>Gertrude n. V. W. L.</i> ♀ × <i>Yellow Hammer abn. W.</i> ♂	7	8	400	312	170	79	76 diploid, 3 triploid.
<i>Gertrude n. V. W. L.</i> ♀ × <i>Yellow Hammer abn. N.</i> ♂	2	2	100	428	212	47	all diploid.
<i>Gertrude n. V. W. L.</i> ♀ × <i>Yellow Hammer n. N.</i> ♂	2	2	100	448	312	19	all diploid.
<i>Gertrude n. V. W. L.</i> ♀ × <i>Yellow Hammer n. V. W. L.</i> ♂	1	1	50	90	40	15	all diploid.
<i>Homerus n. D.</i> ♀ × <i>Yellow Hammer abn. W.</i> ♂	2	2	60	0			
Total . . . . .	14	15	710	1278	734	160	157 diploid, 3 triploid.
Selffertilised.							
<i>Yellow Hammer n. V. W. L.</i> . . . . .	5	9	250	3	0		
<i>Yellow Hammer n. N.</i> . . . . .	7	11	350	0			
<i>Yellow Hammer abn. N.</i> . . . . .	10	13	500	0			
<i>Yellow Hammer abn. W.</i> . . . . .	10	18	500	2	0		
<i>Gertrude abn. N.</i> . . . . .	10	10	500	0			
Total . . . . .	42	61	2100	5	0		



There is no doubt, that it was of great importance to be able to settle with certainty that the seedlings with 24 chromosomes were really triploid e.g. possessed 12 long chromosomes, 6 of medium size and 6 short ones, as it is extremely improbable that such should be the result of pollination with a pollengrain of a heteroploid variety. As great exactness was required, the seeds, destined to be sown were carefully kept apart. They were collected from the dry inflorescences, put in Petri-dishes and kept in a dry room under lock and key.

When a seed fell to the ground, it was destroyed. Of 5 seeds, the motherplant could not be ascertained, of 26 other ones, I was uncertain as to the kind of pollination to which they owed their origin. These 31 seeds have been sown, but have not been inserted in the table.

The precautions taken, strenghten my conviction, *that the 3 triploid plants originated in consequence of pollination, with pollengrains, the nuclei of which, had purposely been duplicated.*

#### VIII. REMARKS ABOUT THE PRECEEDING CHAPTERS, IN CONNEXION WITH SOME FACTS KNOWN FROM THE LITTERATURE

We should like to state, that we are fully aware that this publication puts us under the obligation to study more carefully the circumstances under which the physiological stimuli exert their influence, to investigate more closely the cytology, especially of fertilisation-stages, and the way in which the abnormal pollengrains arise, as well as the behaviour of contrôleplants.

*The chiefpoint however, in our opinion, is, that we succeeded to obtain duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and so opened the possibility to obtain triploid plants experimentally.* We shall now proceed to the discussion of certain facts of special importance in connexion with our subject.

*a. Can the physiological stimuli have caused not only the production of diploid spermnuclei but also of diploid eggnuclei?*

We can only say, that a study of the ovules of the flowers, the anthers of which had been examined microscopically, never revealed any abnormality, which, of course, is no definite and conclusive answer to the question put. It is however certain that the pollengrains of hyacinthus are much more readily influenced by external circumstances than

the embryosacs. Moreover the reduction-division of the pollenmother-cells occurs much earlier than that of the embryosackmothercells. It results from this, that the nuclei of the embryosacks cannot simultaneously with those of the tetradnuclei, be influenced by the same physiological stimuli. If, therefore, these external influences act exclusively or preeminently, directly after the homotype division of the male nuclei, it may be assumed, that almost exclusively or exclusively duplication of male generative nuclei takes place, which makes, that, *besides normal fertilisation, almost exclusively union between haploid egg-cells and duplicated male generative nuclei will occur.*

In this respect (Cf. also Chapter X) we can compare *Hyacinthus orientalis* with *Oenothera*. About the latter GEERTS (1909 p. 111) writes:

„Wenn in den Pollenmutterzellen die Synapsis und die Reduktionsteilung stattfinden, werden die Samenknospen nur eben angelegt, während die Pollenkörner fast ganz erwachsen sind, wenn die Embryosackmutterzellen in die Synapsis und die Reduktionsteilung eintreten.“

Even if tetraploid progeny were found, it would still be incorrect, to consider this as proof of the fertilisation of a diploid eggcell by a diploid spermnucleus or by two haploid spermnuclei, derived from one plurinuclear pollengrain. *Then, in the presence of pollengrains with 4, 5 or more haploid nuclei, the possibility of trispermatic, besides dispermatic, fertilisation is not entirely excluded.*

b. This brings us to the question *what is known of fertilisation of an eggcell by more than one haploid nucleus* in the case of higher plants?

Preparations, in which the fusion of an egg nucleus with a diploid male nucleus or with more than one haploid nucleus, could be observed have, as yet, not been obtained by us and could not be obtained, because we have not yet made preparations of the fertilisation stages, thinking it advisable not to sacrifice any flowers, which we could expect to set seed, as the *first thing to do was to obtain good seeds, in order to be able to study the cytology of the seedlings.*

In the literature we found the following cases:

NEMEC (1912) found among preparations of *Gagea lutea*, 2 spermnuclei fusing with an egg nucleus. He was unable to settle whether these 2 spermnuclei were derived from another pollentube, than those which fused with the endospermnucleus, or not. He saw that the endosperm was tetranuclear. *He considers the possibility of dispermatic fertilisation being favored by external stimuli:* „Ja es ist nicht ausgeschlossen, dass

auch die dispermische Befruchtung durch irgend welche abnorme Umstände bedingt werden kann, welche ein aberrantes Eindringen der beiden Spermatkerne in die Eizelle verursachen" (l.c.p. 17).

ISHIKAWA (1916) saw the same in the case of *Oenothera* while a 3d male nucleus fused with the endosperm nucleus of the same embryo-sack. He was unable to observe whether the male nuclei came from one or from two pollentubes. In the second case the presence of plurinuclear pollen grains in *Oenothera* must be assumed. In the first case the tips of 2 pollentubes or of one branched pollentube should have reached the eggcell. The latter case might happen among hyacinths as I observed in 1919, in the case of the diploid variety *Marchioness of Lorne*, highly branched pollentubes on germinating pollen. ISHIKAWA also mentions most of the cases in which either of the following peculiarities were observed: 1°. 2 or more pollentubes penetrating into one embryo-sack; 2°. several male nuclei in one embryo-sack; 3°. several male nuclei in one pollen grain (Cf. also our publication 1921).

*He does not deem it impossible that triploid mutants arise among Oenothera as a consequence of dispermic fertilisation: „At any rate, Nemeč's view seems to be the most natural one among several hypotheses as yet proposed”.*

OSAWA (1916) has investigated different varieties of *Morus*, which have been propagated many years asexually, and found several of them to be triploid. He imagines them to have arisen from the union of haploid with diploid gametes.

FRISENDAHL (1912) saw in the case of *Myricaria germanica* once 6 sperm nuclei in one embryo-sack; he pictures a case of double fertilisation.

These facts strengthen our conclusion that in the hyacinth, *fertilisation by means of one diploid nucleus or by means of more than one haploid nucleus from one pollen grain is not impossible*. If we remember, that NEMEČ draws the two sperm nuclei which fuse with the egg nucleus, almost globular, we see no difficulty to assume that *the haploid globular nuclei*, present in the abnormal pollentubes of the hyacinth, are able to fertilise an eggcell.

It seems to us illogical, to consider compactness and strong ellipticity — the usual character of generative nuclei — as the only criteria of fertility, the more so, as we have frequently seen at the tip of pollentubes, both of plurinuclear and of normal pollen grains, a larger globu-



lar nucleus of the character of a vegetative one, followed by two or more smaller, almost globular nuclei, resembling greatly generative nuclei. Moreover the two polar nuclei which fuse at the formation of the endosperm nucleus are also globular.

We are not the only ones, who thought it advisable to start by trying to produce triploid seedlings.

ERNST (1918 p. 360) writes, in reference to NEMEC's observations:

Auf ein positives Resultat solcher Untersuchungen mit *Gagea* oder anderen dazu besonders geeigneten Pflanzen, wurde allerdings wohl erst bei Ausführung hunderter van Kreuzungen und Heranzucht der aus den Samen erhaltenen Bastarde gerechnet werden können". We see, that ERNST does not underestimate the difficulties of such an experiment; but he possibly did not suspect, that a change in external conditions could cause diploid plants to form so many diploid and plurinuclear pollennuclei; he writes at least (lc. p. 349): „Nach den bis jetzt vorliegenden Beobachtungen ist zu erwarten, dass solche diploidkernige Pollen-körner und Embryosäcke bei sonst normalgeschlechtlichen Pflanzen, wenn ueberhaupt, nur in sehr kleine Zahl gebildet werden.

*c. Our experiments have clearly shown, that even when diploid and plurinuclear pollengrains are in the majority, pollination still causes the progeny to be chiefly diploid.*

VAN OVEREEM (1921 p. 25) also found that the number of triploid descendants is by no means proportional to the number of diploid pollengrains.

In the case of *O. Lamarckiana semigigas* he found that, among the fertile pollengrains, the triangular (haploid) ones were in the majority, but that a considerable number of quadrangular (diploid) ones were present. One could therefore suppose that fertilisation of the haploid eggcells would give a large number of triploid plants. „Das ist aber nicht der Fall, Pflanzen mit 21 chromosomen treten in den verschiedenen Kreuzungen selten, manchmal gar nicht auf". It should be remarked that in the case of *Oenothera*, it is possible (VAN OVEREEM 1921 p. 31) to conclude whether pollengrains are haploid or diploid: „Bei den diploiden Formen sind die Pollenkörner dreieckig und besitzen 7 Chromosomen. Bei den tetraploiden Formen, ist die Körnerform viereckig und ihr Pollen führt 14 Chromosomen".

If this is always the case, one should watch whether *diploid Oenothera's* could not form quadrangular pollengrains under abnormal conditions.

The differences mentioned between the haploid and the diploid pollen-grains of the hyacinth are not directly comparable with those of *Oenothera*. The normal diploid varieties of *Hyacinthus* have ellipsoidal *normal haploid* pollen, while the *abnormal diploid* grains are very large and globular in shape. Among such heteroploid varieties as *Totula* (30 chromosomes in the somatic cells), doubtless pollengrains with nuclei containing 16 chromosomes, which together have the same size as the 16 chromosomes of the pollennuclei of the diploid varieties *will be formed under normal conditions*. Still such *normal generative nuclei* with 16 chromosomes of *Totula* and other heteroploid varieties are not globular but ellipsoidal in shape. Compare also what will be said below about SAKAMURA's investigation (1920). BUCHHOLZ and BLAKESLEE (1922 p. 2), have found, that in the case of *Datura* normal pollen has a greater fertilisation-power than pollen with an aberrant number of chromosomes.

HERIBERT-NILSSON (1920) distinguishes „morphologically” different kinds of pollen and states that the rate of growth of the pollentubes depends on the temperature, while those of *O. Lamarckiana* grow more rapidly than those of *Oenothera Lamarckiana* *gigas*. *All these facts probably form the reason, why the number of triploid seedlings, arising from diploid parents, is so small under „normal” conditions.*

Even, after pollination with plurinuclear pollengrains, fusion of but one haploid nucleus with the eggcell is very well possible.

Through what I have observed about the formation of the seed of the hyacinth, the possibility does not appear to be excluded, that the endosperm can reach a higher degree of pluriploidy than triploidy, in other words, that either a diploid spermnucleus or several haploid globular nuclei can fuse with the endospermnucleus. Such might especially have been the case in the seed which was formed after selfing *Yellow Hammer abn. W.*, and which, after very slow growth, reached such a strikingly large size. In the spring of 1922 the seedcoat only of this seed remained. No embryo had been formed. Whether in this way seeds without embryo's can be formed must be investigated and also the question, in how far a swelling of the ovaria after selfing may be due to the formation of endosperm without eggcell-fertilisation.

The observations of *Heribert Nilsson* (1922) tend to consider the possibility that after pollination, the tubes of the normal haploid pollen-grains may grow more rapidly than those of the plurinuclear ones, in

the case of the hyacinth, also where the pollentubes of the former have a much smaller diameter than those of the latter.

d. When we observe the peculiarities of plurinuclear haploid pollen-grains [1°. formation of a bladderlike pollentube; 2°. presence of globular nuclei; 3°. absence of generative cells;] in a phylogenetic light, we will find no reason to suppose that they should be unable to function in fertilisation.

Bladdershaped pollen-tubes are met with in *Dioon*, *Zamia*, *Ginkgo* *Picea* etc. Generative nuclei are frequently globular, and their chromatine as little compact as that of vegetative nuclei, in the case of *Pteridophytes* and *Gymnosperms*. Sometimes the generative nuclei approach more closely the shape of a globe than the vegetative ones (Cf. LAND's figure of *Ephedra trifurca*). Such may also be the case among *Liliaceae*. The spermnuclei of *Lilium Martagon*, which are enclosed in generative cells, have a more globular shape than the vegetative nuclei (cf. the figures of GUIGNARD and CHAMBERLAIN). The cross *L'Espérance* ♀ × *L'Innocence* ♂ has shown (1922a) that large pollentubes of hyacinths are able to grow through the tissue of stigma and style of small diploid varieties.

e. It was suggested to me, by one who considers the *Monocotyledons* more closely related to the *Gymnosperms* than the *Dicotyledons*, that the similarity of part of the abnormal pollengrains of *Hyacinthus orientalis* to those of the *Gymnosperms* is due to their close phylogenetic connexion and suggests rather that duplication of generative nuclei be limited to *Monocotyledons*, a conclusion which would considerably diminish the value of the phenomenon in connexion with the perspectives it opens for the breeding of new varieties of plants. We know already some facts, however, which do not support such a view. Sakamura (1920) was able to determine, that pollengrains with several nuclei or with very large nuclei were present in flowers of *Vicia Faba* which had been covered by snow. His textfigure 23 pictures large pollengrains with a gigantic spindleshaped generative nucleus, which remind us strongly of the abnormal pollengrains of *Hyacinthus*. (Cf. further his textfigures 21 and 22 and his figures 160 and 161). On p. 141 — 142 he says: „Ausser diesen (other aberrations) werden häufiger ein diploider oder zwei haploide Kerne aus den zwei Teilungsfiguren in einer Tochterzelle rekonstruiert". Of *Allium Cepa* one has also obtained similar pollengrains. „Sie sind natürlich durch abnorme homotypische Kernteilung entstanden,



und dies musste auch durch Modification der äusseren Lebensbedingungen (z. B. niedere Temperatur, Ernährungsmangel etc.) verursacht worden sein, weil es nicht unwahrscheinlich ist, dass in diesen Versuchspflanzen solche Unregelmässigkeiten für gewöhnlich vor sich geben". *We perfectly agree with this opinion of SAKAMURA. GATES and REES (1921) are of opinion, that the occurrence of several globular nuclei, in the tetrad cells already, can be ascribed to another cause still: „Binucleate pollen mothercells were found both before, during, and after synapsis. It seems probable that such cells arise by the breaking down of an incomplete wall between two cells in the archesporial stage (l.c. p. 394 and fig. 69).*

f. SAKAMURA did not succeed however to find good, ripe pollen-grains (cf. his résumé point 12: „Aber es ist mir nicht gelungen, diese Pollenkörner bei weiterm gesunden Wachstum zu erhalten). The reason of this will probably be, *that in stead of chemical or physical stimuli physiological stimuli must act, while the flowerbud is intact and attached to the plant, as in our experiments.*

g. Whether it will ever be possible, to regulate the external conditions in such a way, that *exclusively diploid or plurinuclear pollengrains* are formed is a question, which cannot be answered.

It is certain that the susceptibility of different varieties towards the same stimulus differs greatly. Comparative experiments have proved this already. Moreover slight differences in physiological stimulation can be accompanied by a modification in the proportion of normal pollengrains. (Cf. what has been said of *Yellow Hammer abn. W.* and *abn. N* and the descriptions of their pollen). *Exact knowledge of and perfect control of these physiological stimuli may largely influence the breeding-methods of the future.*

Goldschmidt (1923) is sceptical in regard to the significance of the duplication of generative nuclei in matters of evolution. „Da sei zunächst der Typus der chromosomalen Mutation vorausgenommen. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass durch Verdoppelung eines oder aller Chromosomen auch in der Natur Formen entstehen können, die beständig bleiben, also etwa *gigas*-Formen oder Formen, die BLAKESLEE's *Datura*-Mutanten analog sind. Es ist aber schwer vorstellbar, dass ein solcher Vorgang durch öftere Wiederholung zu weit-gehender Formensonderung führt und zur Differenzierung von Arten". *However this may be, the importance for practical cultivators can not be denied.*

It may be assumed that hybridisation may cause the origin of varieties possessing a greater susceptibility to the physiological stimuli discussed, than others. This does not mean, *that duplication of generative nuclei can happen in the case of heterozygous plants only*. It may be assumed that it can be caused equally well in the case of homozygous ones. The conclusion of TISCHLER (1809 résumé) that „die Unregelmässigkeiten bei der Tetradenteilung nicht als Characterismus der Bastardnatur betrachtet werden dürfen” and the experiments of NEMEC (1910, p. 192—193) with *Larix decidua* — irregular chromosome distribution, formation of gigantic pollengrains, non-formation of divisionwalls between generative nuclei —, support this opinion.

Consequently our insight in the nature of dominance and recessiveness may be increased. We may become able to compare heterozygous descendants, formed by the fusion of 2 haploid sexual nuclei, with others, originated by the fusion of a diploid and a haploid sexual nucleus, both with the same qualities as the former. This will allow us to decide *whether, and, if so, to which extent, a double dose of the same gens modifies that, which normally dominates or is recessive*.

IX. DOES THE CAUSE OF THE ORIGIN OF THE EXPERIMENTALLY OBTAINED TRIPLOID PROGENY CORRESPOND WITH THAT OF THE ORIGIN OF THE TRIPLOID VARIETIES OF HYACINTHUS ORIENTALIS, WHICH APPEARED IN THE DUTCH CULTIVATIONS?

- 1°. Ripe, germinable, pollengrains with duplicate generative nuclei have been obtained by exposing the young flowerbud to abnormal external conditions;
- 2°. after pollination with pollen in which these abnormal pollengrains were in the majority, triploid descendants have been obtained.

These were the two chief-results of the experiments.

If we now fix our attention on the practical cultivation of the Dutch Hyacinths, we find:

- 1°. that in those cultivations the abnormal fertile pollengrains occur also (Cf. the Introduction);
- 2°. that in those, also, repeatedly, triploid plants have been obtained.

The first of these facts was recorded in publication 1921*b*; the second in 1920*a* and *b* and in 1921*a*.

If we now remember, that it were exactly those conditions, under which duplications of generative nuclei takes place in practical cultivation, which we applied in our efforts to obtain them experimentally, it is no wonder, that further enquiries and investigations showed us, *that the cause of the origin of triploid forms in the Dutch cultivations is exactly the same as the cause of the origin of those forms in our experiments e.g. in all probability fertilisation of haploid eggcells by duplicated sperm-nuclei.*

Our enquiry began by a study of the methods of cultivation which had been applied in the course of the centuries. It had to be investigated whether in former times, as now, the breeding took sometimes place under external conditions, favoring — as we now know — duplication of generative nuclei. I now think that such has really taken place. In order to form an opinion about this point the external conditions in question must be remembered and kept in mind.

*Bulbs which have been taken up in an unripe condition e.g. while the leaves were still green or partly green, produced inflorescences with the abnormal pollengrains mentioned (Cf. point IV of publication 1921b).*

This taking up of the unripe bulbs is the first phase of the so called preparation of the bulbs, which embraces:

- 1°. the taking up of the bulbs before the 14th of June;
- 2°. the exposing of the bulbs to artificial heat during some weeks;
- 3°. the making them root in a cool surrounding;
- 4°. the forcing them into flowering towards winter by means of artificial heat.

We notice at once the similarity of this „preparation” with the treatment, to which *Yellow Hammer abn. N.* and *abn. W.* have been submitted (Chapter II). The harvesting of the bulbs in an unripe condition must be considered as the chief-cause of the duplication of the male generative nuclei, as results from the investigation of the material in 1919 and the experiments following upon this investigation.

In how far the subsequent exposure of the bulbs to artificial heat, influenced the result, cannot be made out with certainty, the less so, as abnormal fertile pollengrains were also observed in flowers, the bulbs of which had only been submitted to the first phase of „preparation”.

In this connexion the conclusions, formulated by *Blaauw* (1920) should be mentioned: „The earlier one applies dry heat, the earlier the



vegetationpoint proceeds to the formation of flowers (p. 54) and „The period of flowerformation is not only shifted (made to commence earlier), but also shortened (accelerated)”.

If we now resume shortly what we know from the litterature about the time of *harvesting* and the *degree of ripeness* of the plants at the moment of harvesting we arrive at surprising results.

VAN OOSTEN advises in 1723: „One must take up the Hyacinths when their seed is ripe or black. Once taken up, they should be hung by means of a string in such a position that the roots turn upwards, and the leaves downwards; and after they have hung so four or five weeks, when the leaves will be dry, one removes the leaves and the roots and puts the plants upside down, because they frequently rot, on account of their great sliminess, when they are not thoroughly dry”.

It follows from this citation, that as early as the beginning of the 18th century, the bulbs were already submitted to the first phase of „preparation” e.g. they were harvested in an unripe condition. The wellknown hyacinth-breeder GEORGE VOORHELM is in favor of a careful examination of the degree of ripeness of the bulbs, before it is decided to take them up. It results from his descriptions — 1762 — that, at that time, unripe harvesting was practised not only as an old custom but also to ward off the disease called „ringziek”: „J'en déterminerai le tems, non par jour ni semaine, mais par les marques de maturité de la Plante (p. 90). „La grande règle est de lever la plante, lorsque sa fane perd son verd, et est en partie jaune, et en partie seche. Je voudrois bien qu'on fût assez circonspect pour distinguer la nature de toutes les plantes en particulier.” (p. 90): „Si on peche dans ce Pays-ci quand on lève les Oignons, c'est plutôt en se pressant trop qu'en agissant trop lentement,” (p. 91).

To ward off the „ringziek”: „Quelques grands Amateurs concluent de-là que cette maladie ne lui vient que lorsque la maturité se fait, et que pour l'en garantir, il faut le lever dès que les pointes de sa fane annoncent que sa croissance va se ralentir”. (bl. 92—93). „Toutefois on la perfectionne, et l'expérience a appris qu'on ne garantissoit pas sa plante de la maladie qui vient quelque fois au cercle des racines, en la levant pendant qu'elle croît encore”; (bl. 94). Verder: „Mais lorsqu'on s'y fixe par choix ou par nécessité, on attend que la plus grande partie de ses Jacintes marque de la maturité, jusque-là on laisse tranquille sa planche; les plus ignorans connoissent ce point de maturité par le jaune des

feuilles; ils lèvent alors leurs Oignons, en choisissant un beau jour qui est plus nécessaire pour cette opération que pour planter;" (bl. 95). „Il y a des années où l'air de Juin, qui est la saison ordinaire de cette opération, est fort chaud." (bl. 97).

Like VOORHELM, ST. SIMON distinguishes between breeders who regulate their work more in connexion with the time, than in reference to the degree of maturity of the bulbs and such who do not work so mechanically. In his book he says:

„Lorsque les fannes commencent à se dessécher, les Fleuristes arrachent les oignons de terre, avec la main, autant qu'il est possible, de peur que la bêche n'offense les oignons ou les cayeux. Ils coupent alors les fannes totalement, remettent l'oignon en terre sur le coté, le recouvrant de deux ou trois doigts de cette terre qui est très-légère comme on l'a vu. On laisse les oignons un mois ou environ dans cet état." (p. 149). „Tous les Fleuristes suivent ce procédé, mais ceux qui ne se bornent point au simple mécanisme du métier, savent les distinctions qui conviennent à chaque espèce, pour les faire jouir de tous les avantages que l'art peut leur procurer" etc. (p. 149—150). „On transporte les oignons dans les Serres vers la fin de Juin ou environ" (p. 150).

How in 1794 „a group of scientists" judged about the advisability to allow the bulbs to reach their natural maturity, may be shown by the following citation (translated from the Dutch) in „Nederlandsch Bloemwerk": „The excellency of the hyacinths, certainly deserves, in our opinion, that one takes the trouble not only to prepare a good soil for them, but also to take all possible care of them, to prevent their being hurt by untoward circumstances or their being weakened by a useless spilling of force; the latter we prevent especially, by cutting the leaves an inch or an inch of a half above the soil (of those plants namely of which no seed shall be harvested) before the time of flowering is over, because the useless feeding of all those leaves, until they are, so to speak, removed by Nature itself, is a great loss of force; it might even be considered, whether it would not be advisable to cover the wounds, caused by the cutting, by a plaster of graft-wax, to keep the fluids within the bulb, to concentrate them and so to strengthen them; this however we only offer as a suggestion."

The impediment of photosynthesis by a cutting off of the leaves followed by leaving the bulbs in the soil, during a certain period, has, as I could show this year, a similar effect as the harvesting of them while

they are still in an unripe condition. The „Weekblad voor Bloembollencultuur 21<sup>ste</sup> Jaargang No. 78. 28 Maart 1911, relates that the old breeders treated their bulbs in former times, as follows: „We used to cover our bulbs, which usually were taken up, while still green, by a layer of soil, left them there for a fortnight or so, and subsequently brought them to 'the bulbhouses'". What was done in 1911 is thus described: „All bulbs, with the leaves dead or alive, are taken up towards the middle of June and afterwards exposed, during a certain time, to a temperature of 75° tot 80° Fahr.”

Up to 1890 the way in which and the time at which the bulbs were harvested, hardly underwent any change. The leaves, green, yellow, or dry were all simultaneously shoveled off. Before Petrus and Paulus (the 29th of June) all bulbs had to be covered by a layer of sand and were thus left in the pathways between the flower beds. Artificial heat was at that time not yet applied. The drying of the bulbs took place in the sun and afterwards in the bulbhouse. Between 1890 and 1900 the application of artificial dry heat began to be applied in the bulbhouses and soon came into general use, a custom which has had important consequences for the cultivation; a point which I shall not further discuss at the present moment.

It seems to me, that it has sufficiently been shown, *that, during some centuries already, the varieties of Hyacinthus orientalis have been exposed to external conditions, which, as we have seen, favored the formation of duplication of generative nuclei.*

I am furthermore of opinion, that we may conclude from this:

- 1°. unconsciously cultivators of hyacinths have pollinated their plants with the abnormal fertile pollengrains, mentioned, while such has also been done by insects;
- 2°. this in all probability, has been the cause of the origin of triploid descendants;
- 3°. as these triploid plants were often characterised by an unusual size and vigour, they were, provided they were satisfactory in other respects also, preferred to the smaller ones;
- 4°. in the beginning, crossing will have occurred between the many diploid and the few triploid hybrids. Because, as has been shown, the reduction division of the triploid varieties proceeds irregularly, these crosses gave a progeny with a diverse number of chromosomes in the somatic cells;



- 5°. the investigation of 1919 taught us, that these diverse heteroploid varieties often possess a normal degree of fertility, so that in and through cultivation, the possibility was created — as in the case of *Narcissus* (1922b) — for the origin of hybrids of most diverse shapes, colors, sizes and other characters.

X. ON THE PARALLELISM BETWEEN THE RESULTS OF THE CYTOLOGICAL-HEREDITARY INVESTIGATIONS OF *OENOTHERA* AND OF *HYACINTHUS ORIENTALIS*.

Since, after DE VRIES, different investigators have experimented with other *Oenothera*'s than *O. Lamarckiana*, it has been shown, that several phenomena, observed first in the case of *O. Lamarckiana* only, occur also among other forms, a fact which made STOMPS speak of „parallel mutations”.

Such a „parallelism” can also be constructed between *Oenothera Lamarckiana* and *Hyacinthus orientalis*:

- 1°. Since 1895, the year in which DE VRIES discovered his *Oenothera gigas*, the formation of triploid and tetraploid plants has been found to occur not only in the case of *O. Lamarckiana*, but in that of many other diploid *Oenothera*'s. Diploid varieties of *Hyacinthus orientalis* have also repeatedly formed a pluriploid progeny. We have been able to find triploidy in the case of 4 of the 32 Dutch varieties, investigated, not including budvariations e.g. *Gigantea* (1857), *King of the Blues* (1875), *Grand Maître* (1873) and *Lady Derby* (1896). The year indicates the time when these varieties were offered to the trade for the first time, or at least, were in the trade. The fact that in 1847 and earlier, the heteroploid variety *Van Speyk* (10 long chromosomes, 6 of medium size and 5 short ones in the somatic nuclei) was sold, shows that triploid hybrids must have existed before that time (Cf. Chapter VIII). That no tetraploid forms have, so far, come to light does not say of course, that such do not exist or have not existed among the many thousands of new hybrid combinations formed.
- 2°. Both in the case of *Oenothera* and in that of *Hyacinthus* triploid forms occur more frequently than tetraploid ones.
- 3°. In both cases the reduction division in the triploid forms proceeds in an irregular manner.

- 4°. In regard to the degree of fertility of the generative cells, many phenomena observed in the case of *Hyacinthus orientalis*, are the same as those in the case of *Oenothera*.
- 5°. A certain correlation between the number of chromosomes and the habit of the plant occurs both in the case of *Hyacinthus orientalis* and in that of *Oenothera*, both also show clearly, that the connexion between the number of chromosomes or the volume or the size of the surface of the nucleus on the one side and the size of the cells or the number of the cells or the habit, on the other side, is not of a merely mechanical nature.
- 6°. The origin and the nature of *nanella*-forms of *Oenothera* also reminds us, to a certain extent, of the formation of dwarf-forms of hyacinths.

In connexion with the present standpoint of the evolution-problem, two points in the conduct of *Oenothera* and *Hyacinthus orientalis*, are of special importance:

- 1°. the sudden origin of triploid forms from diploid ones,
  - 2°. the greater frequency of the triploid ones,
- because, a comparison of the way in which different investigators IMAGINE these phenomena to have been caused in the case of *Oenothera* with the cause, suggested by de *Hyacinthus*-EXPERIMENTS, may lead to important consequences.

It is sufficiently known, that so far the cause of the origin of pluriploid *Phanerogamia* has remained obscure:

No wonder, when ERNST could still write in 1918 on p. 360 of his book:

„Die experimentelle Erzeugung von triploiden und ditriploiden *Rassen* durch *experimentelle Dispermie* wie diejenige triploider und ditriploider *Bastarde* dürfte zum mindesten denselben Schwierigkeiten begegnen und eine ebenso umfassende Versuchsanstellung notwendig machen, wie diejenige der *gigas* und *semi-gigas*-Formen der *Oenotheren* nach den Berechnungen van DE VRIES und STOMPS.”

The uncertainty of the final cause is also pointed out by DE VRIES (1918), MORGAN (1919) and WINKLER (1920).

On p. 11 DE VRIES writes: „I now come to the discussion of the progressive mutants; they are extremely rare in Nature and consequently in our cultures also.” Referring to the characters of progressive mutants, DE VRIES says (l.c. p. 17): „The most important are the doubling of the number of chromosomes in the nuclei of the cells e.g. of the ma-

terial bearers of heredity. This happens in the so called *gigas*-mutations, which have been observed in *Oenothera Lamarckiana*, *O. grandiflora*, *O. pratincola* and *O. stenomeres*. In other cases the number of chromosomes increases by one, as in the mutants, *lata*, *scintillans* and others. That these cases can not be explained through the loss of a character or as the reappearance of a quality of earlier ancestors, is admitted by most authors. They must therefore be considered to be progressive. But, as I have said already, we do not yet dispose of a conclusive and convincing criterium".

MORGAN (l.c. p. 149) says: „The way in which *gigas* originates has been much discussed, but no conclusion reached".

WINKLER (l.c. p. 158): „Wie die „triploide" Chromosomenzahl zu erklären ist, bleibt dahin gestellt und muss in jedem einzelnen Falle besonders untersucht werden".

The opinions offered as to the cause of origin, are very diverse in nature. They are chiefly based upon considerations in connexion with the appearance of triploidy in *Wikstroemia*, *Oenothera*, *Hieracium* and *Primula*.

We may resume them as follows.:

1°. Doubling of the chromosomes by longitudinal splitting must have occurred during the first stages of the formation of the embryo e.g. after the formation of the zygote (GATES 1909, STRASBURGER 1910, DAVIS 1911, ERNST 1918.)

2°. The cause lies, in the first instance, in the occurrence of diploid gametes (STOMPS 1912, 1916; DE VRIES 1913, 1915; VAN OVEREEM 1920.) It may be remembered here that GEERTS (1909 p. 144) found 28 chromosomes, instead of 14 in a pollenmothercell of *Oenothera Lamarckiana*.

Doubtless, the opinion of some other authors is influenced by the opinion on the causes of evolution, which they foster.

It is therefore easily understood — to take a few expressions of opinion among the many put forward — why ERNST writes (l.c. p. 356): „Nichts scheint mir nun näher zu liegen, als den Anstoss für die Abnormalität der Keimkernbildung und -teilung gegeben zu sehen im heterogenen Character der zu Vereinigung kommenden Gametenkerne. It is however equally acceptable, that WINKLER (1920 p. 150 and 158) opposes ERNST in this question, e.g. does not consider crossing as the cause, and that MORGAN (1919) says about the origin of *Primula Kewensis*:



„What connexion there may have been between hybridisation and the subsequent doubling, if there is any connection, is by no means clear.”

Chiefly then: *hybridisation* as the cause of pluriploidy versus *mutation*. (Cf. DE VRIES (1918, p. 16): „The internal causes of mutations are of quite another nature” (e.g. as those of segregation and the opinions referred to above).

It will be understood, that we are inclined, on the ground of the facts established in the case of *Hyacinthus orientalis*, to add to the 6 points of more or less complete similarity between the cytological-hereditary phenomena observed among the *Oenothera*'s and *Hyacinthus orientalis*, a 7th one, to wit:

DUPLICATION OF GENERATIVE NUCLEI PRECEEDS THE ORIGIN OF PLURIPLOID FORMS FROM DIPLOID ONES, BOTH IN THE CASE OF *Oenothera* AND IN THAT OF *Hyacinthus orientalis*.

This forces us, to put the very important question: *what is the cause of that duplication of generative nuclei?*

Is this cause an *internal* one? Is it only present in the case of organisms, which „mutate” in the sense of DE VRIES? Or can *external* circumstances force all hybrids, or even all organisms, homozygous ones as well, which in normal cases are able to form normal haploid generative nuclei, to form diploid ones?

*Hyacinthus orientalis* certainly shows that the formation of duplicate generative nuclei is not limited to „mutating” organisms, so that there is considerable reason to believe that, in hybrid plants at least, external circumstances are able to cause duplication of generative nuclei. It must here be pointed out, that DE VRIES does not entirely exclude the influence of external circumstances on the production of pluriploid *Oenothera*'s. After having said that the coefficient of mutation of *Oenothera gigas* is 0.0009 %, while it had previously and preliminary been estimated at 0.01, he adds in a note:

„Es sei hier daran erinnert, dass die Mutationskoeffizienten keineswegs konstante Zahlen, sondern innerhalb gewisser Grenzen von äusseren Einflüssen abhängig sind”. We need not say, that DE VRIES continues to consider *Oenothera gigas* as a progressive mutant.

We have repeatedly pointed out, that the duplication of the generative nuclei of the hyacinth is chiefly caused by the early harvesting of the bulbs in an unripe condition. What this means for the young bud,

which will come into flower in the next year, is thus expressed by *Blaauw* (1920): „It is certain, that the after-effect of the preparation not only is felt in the warm period itself, but also causes, after that period, an initial acceleration of the processes, as compared with the non-treated ones”. „One should keep in mind, that the drying of the bulb (by the loose of its roots and the taking up), means the end of its leaf-forming period. . . .” (p. 59).

If we now compare the abnormal conditions, under which the *Oenothera*'s with which one experiments, are cultivated we find a certain similarity between these and the conditions caused, in the case of *Hyacinthus orientalis*, by the taking up of the bulbs while still in an unripe condition: *in both cases the vegetation period is shortened and accelerated*. I should like to call attention in this connexion, to what VAN OVEREEM (1920) says about this point, on pp. 12 and 13. He says that the formation of the stem takes place at different times in the case of different species, and that he, following in this respect, the method of DE VRIES cuts away the lateral branches. This favors the seed production. „Dieser Zustand”, he continues, „ist aber für die Pflanze anormal und viele andere Forscher (z. B. DAVIS, LOTSY befolgen, nach ihren Abbildungen zu urteilen, diese Methode nicht. Für meine Pflanzen war sie notwendig, weil die Samenbildung bei vielen dieser abweichenden Formen gering ist. Von den *gigas*-Rosetten wurden bei üppiger Entwicklung stets viele Blätter weggeschnitten, wodurch das Schiessen befördert wird. Nach der Stengelbildung wurde das Begiessen ausgesetzt”. Furthermore, VAN OVEREEM (1922 p. 19) says, referring especially to *Oenothera Lamarckiana gigas*, supposed to be more decidedly biannual than *O. Lamarckiana*: „Dieser Zweijährigkeit kann man durch verschiedene Mittel, welche im Gartenbau wohlbekannt sind (Verpflanzen, Abschneiden van einem Teil der Rosettenblätter) vorbeugen”.

From this and from what is further known, about the cultivation of the *Oenothera*'s, it follows, *that they are frequently cultivated under abnormal conditions, conditions which are especially directed towards the end, to force, these, usually biannual, plants to flower in the first year*. Cutting away of a part of the leaves of the leafrosette may contribute to this, just as in the case of the *hyacinth*, the cutting off of the green leaves (= harvesting in unripe condition) puts a stop to the leaf-forming period of the vegetation point and makes it enter earlier into the period of flower-formation, which it accelerates moreover. But also in those cases

in which the leaves have not been removed from the *Oenothera* plants, the sowing of the seeds in the hot-house, early in the year, when the intensity of the light is still light, may have had its effects.

*May we conclude from this, that the formation of diploid gametes, is due to physiological stimuli e.g. to external conditions, not only in the case of Hyacinthus but also in that of Oenothera and other biannual and perennial Phanerogams, among which pluriploid plants have arisen from diploid ones, as in the cases of Allium, Canna, Chrysanthemum, Dahlia, Hieracium, Morus, Musa, Narcissus, Primula and others?*

*No doubt reflection on this question, is of great importance, both for the further solution of the evolution-problem and for the amelioration of our cultivated plants.* In this connexion I should like to call attention to BLAKESLEE'S (1922, p. 31) words, put as a motto at the head of this article.

No doubt, also, that on the solution of this question, the discovery depends of the method to be followed to force annual plants to the production of fertile diploid generative nuclei or to that of pollengrains with several haploid sexual nuclei. The discovery of pluriploidy in the case of annual plants, such as *Datura* by BLAKESLEE and his assistants, and also — according to my judgement — the origin of diploid pollengrains of *Vicia Faba* by external stimuli (Cf. SAKAMURA 1920 p. 145 fig. 23 and Chapter III) leads us to this prediction. It cannot be denied, moreover, that the obtention of diploid sexual nuclei by means of physiological stimuli, approaches more nearly the opinion that crossing be the cause of the splitting of chromosomes in the zygote (BREMER 1921, p. 108) than the opinion that such sexual nuclei owe their origin to mutation, in the sense of DE VRIES.

Probably LOTSY'S words (Genetica III) p. 455 will, in connexion with the subject treated, gain in force in the near future: „I should like to be allowed to ask those, who defend the existence of transmittable variability, whether they do not agree with me, that such a kind of variability, if it does exist, must in the last instance be caused by external stimuli?" If then, really, the origin of pluriploid sexual cells and the explosive appearance of various heteroploid hybrids, which is doubtless connected with it, is caused by circumstances, for the greater part at least foreign to the nature of the organism, we may well ask whether such terms as „mutation-period", „mutation-coëfficient", „parallel-mutation", „progressive mutation", used in the sense of DE VRIES, can any longer be maintained!



„Am Ende aller Enden entscheidet schliesslich nicht die Spekulation sondern einzig und allein das Experiment”.

This, for the present, ist the only fitting answer to this question, which is of so great an importance in connexion with the evolution-concept.

#### RÉSUMÉ

1. It has been shown that in the case of varieties of *Hyacinthus orientalis*, both in such with single and in such with double flowers, abnormal, and in all probability fertile, pollengrains can be produced by means of physiological stimuli.
2. This can be done as well in the case of diploid, as in that of heteroploid, varieties.
3. These pollengrains deviate frequently from the normal ones by their globular shape and great size, the normal ones being ellipsoidal and smaller; in this case, they are, when occurring in diploid varieties, characterised by the possession of a vegetative nucleus and one or two generative nuclei, all possessing the double volume of the nuclei, corresponding to them, in normal pollengrains; from this, and from the number of chromosomes observed during karyokinesis, it follows, that these pollengrains, occurring in diploid varieties, are diploid themselves.
4. Besides this kind of aberrant pollengrains, an other abnormal kind always occurs, one which possesses 2 to 8 globular nuclei; from the size of these nuclei and from the number of their chromosomes it can be concluded, that — in case of their occurrence in diploid varieties — these pollengrains are haploid; they can more easily be induced to sprout in a cane-sugar-solution than normal pollengrains and form wide, somewhat bladdershaped, pollentubes in such a solution.
5. The obtention, in the experimental way, of sexual nuclei, having exactly twice the volume of normal sexual nuclei or the number of which has approximately been doubled, can be called: *duplication of sexual nuclei*.
6. This duplication probably takes place after normal heterotype- and homotype-division.
7. When diverse varieties are exposed to the physiological stimuli, in question, they show a different susceptibility towards these

- stimuli; and consequently towards the formation of abnormal, fertile pollengrains.
8. Pollination of the diploid variety *Gertrude* with pollen of the diploid variety *Yellow Hammer*, the majority of which was abnormal, in the way described, gave — as far as the investigation was pushed forward — 5 triploid seedlings among numerous diploid ones.
  9. We are of opinion that these triploid seedlings, owe their origin, in the first instance, to duplication of male sexual nuclei.
  10. If this opinion should prove to be right, if therefore triploidy can be made to appear experimentally by purposely obtained duplication of sexual nuclei, an important perspective is opened in connexion with the amelioration of cultivated plants. (Pluriploid organisms can attain greater size etc.). Also for the question of heredity. (The phenomenon is perhaps not limited to heterozygous plants; if it also occurs among homozygotes we would be able to compare diploid and triploid plants which have derived the same properties from their mother as from their father; as in the latter case the properties of the father are present in a double dose, it can be studied, whether this influences dominance or recessiveness. As furthermore, the reduction division proceeds in an irregular manner in triploid plants, we get the possibility to compare the descendants with different chromosome-numbers with one another; a happy choice of the plant submitted to the experiment, may then throw light on the role of each individual chromosome etc.)
  11. Dutch breeders of hyacinths have unconsciously applied the same principle, in the course of the centuries, as we applied in our experiments to obtain duplication of sexual nuclei because they favored, by the harvesting of the bulbs in an unripe condition, or by the cutting off of their leaves, the earlier beginning of the period of flower-formation and its acceleration and as a consequence of this the production of duplicate sexual nuclei.
  12. Consequently triploid varieties have appeared both with the breeders and in our experiments.
  13. Hybridisation with these triploid forms has gradually caused the large and firm forms of present day hyacinths, to appear in the cultivations.
  14. We have good reasons to believe that the gigantic magnicoronate

*Narcissi*, which are now cultivated, have originated in a corresponding manner.

15. A study of the literature shows, that the possibility of duplication of sexual nuclei need not be limited to *Monocotyledons*.
  16. It is therefore the more necessary, to enquire whether in the case of the *Oenothera*'s the method under which these are usually cultivated — shortening of the vegetative period — is not responsible for the origin of pluriploid forms among them, as a consequence of the duplication of sexual nuclei by means of physiological stimuli.
-



## LIST OF LITTERATURE

- BLAKESLEE, A. F., 1922. The Origin of Variations. The American Naturalist, Vol. LVI.
- BLAAUW, A. H., 1920. Over de periodiciteit van *Hyacinthus orientalis*. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool te Wageningen, Deel XVIII.
- BREMER, G., 1921. Een cytologisch onderzoek aan eenige soorten en soortsbastarden van het geslacht *Saccharum*. 's-Gravenhage, Mouton & Co..
- BUCHHOLZ, J. T. and BLAKESLEE, A. F., 1922. Studies of the pollen tubes and abortive ovules of the Globe Mutant of *Datura*. Science, Vol. LV, No. 1431.
- ERNST, A., 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, G. Fischer.
- FRISENDAHL, A., 1912. Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv.. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Bd. 48, No. 7.
- GATES, R. R. and REES E. M., 1921. A cytological study of Pollen Development in *Lactuca*. Ann. of Bot., Vol. XXXV, No. CXXXIX.
- GEERTS, J. M., 1909. Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. Recueil d. Trav. Bot. Néerl., Bd. V.
- GOLDSCHMIDT, R., 1923. Das Mutationsproblem. Deutsche Ges. f. Vererbungswiss., Bericht über die zweite Jahresversammlung in Wien. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl., Bd. XXX.
- HERIBERT-NILSSON, N., 1920. Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas, Bd. I, Heft. 1.
- ISHIKAWA, M., 1918. Studies on the embryosac and fertilization in *Oenothera*. Ann. of Bot., Vol 32.
- MOL, W. E. DE, 1920a. Over het optreden van heteroploïde Hollandsche variëteiten van *Hyacinthus orientalis* L. en de chromosomengarnituur van deze plantensoort. Verslag Gewone Vergadering Wis- en Natuurk. Afd. der Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam, 1920, Deel XXIX.
- MOL, W. E. DE, 1920b. Nieuwe banen voor het winnen van waardevolle variëteiten van bolgewassen. Overgedrukt uit het Weekblad voor Bloembollencultuur, nos. 37, 41 en 44—48, Jg. 31, 1920.
- MOL, W. E. DE, 1921a. De l'existence de variétés hétéroploïdes de l'*Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures hollandaises. Arch. Néerl. des Sc. exactes et na-

- turelles, série III B., tome IV, 1921. (In Dutch: Over het voorkomen van heteroploïde variëteiten van *Hyacinthus orientalis* L. in de Hollandsche kulturen. Genetica 1921).
- MOL, W. E. DE, 1921b. Over den invloed van kulturomstandigheden op habitus en partieele steriliteit der pollenkorrels van *Hyacinthus orientalis*. Verslag Gewone Vergadering Wis- en Natuurk. Afd. der Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam, 1921, Deel XXIX. (In English: On the Influence of Circumstances of Culture on the Habitus and partial Sterility of the Pollengrains of *Hyacinthus orientalis*. Proceedings vol. XXIII).
- MOL, W. E. DE, 1921c. Over het ontstaan van hypotriploïde dwerghyacinthen uit triploïde Hollandsche variëteiten door somatische variatie. Verslag Gewone Vergadering Wis- en Natuurk. Afd. der Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam, 1921, Deel XXX. (In English: On Hypotriploid Dwarf-hyacinths derived from Triploid Dutch Varieties through Somatic Variation. Proceedings Vol. XXIV).
- MOL, W. E. DE, 1922a. De veredeling der Hollandsche variëteiten van *Hyacinthus orientalis* L. en daarmee in verband eenige resultaten betreffende zelfbestuiving en kruisbestuiving bij diploïde en heteroploïde variëteiten van deze plantensoort. Onze Tuinen, no. 13, Jg. 17, 1922.
- MOL, W. E. DE, 1922b. Het verdwijnen der diploïde en triploïde magnicoronate narcissen uit de groote cultures en het er voor in de plaats treden van tetraploïde vormen. Verslag Gewone Vergadering Wis- en Natuurk. Afd. der Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam, 1922, Deel XXXI. (In English: The disappearance of the diploid and triploid magnicoronate *narcissi* from the larger cultures and the appearance in their place of tetraploid forms. Proceedings Vol. XXV).
- MORGAN, T. H., 1919. The Physical basis of Heredity. Philadelphia en London, J. B. Lippincott Company.
- NEMEC, B., 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin, Gebr. Borntraeger.
- NEMEC, B., 1912. Ueber die Befruchtung bei *Gagea*. Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême.
- OOSTEN, H. VAN, 1723. De Nederlandsen Hof.
- OSOWA, I., 1916. Cytological and experimental studies in *Morus*, (Japanese). Bull. of Imp. Sericult. Exp. Stat. Japan., Vol. 1, No. 4.
- OVEREEM, C. VAN, 1921. Ueber Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Bot. Centralblatt, Bd. XXXVIII, Abt. I, Heft 1.
- OVEREEM, C. VAN, 1922. Ueber Formen mit abweichender Chromosomenzahl bei *Oenothera*. Bot. Centralblatt, Bd. XXXIX, Abt. I, Heft 1.
- SAKAMURA, T., 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. Journ. of the Coll. of Science, Imp. Un. of Tokyo, Vol. XXXIX, Art. 11.
- SIMON ST., 1768. Des Jacintes, de leur Anatomie, Reproduction et Culture. Amsterdam.
- TISCHLER, G., 1908. Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforsch., Bd. I.

- VOORHELM, G., 1762. *Traité sur la Jacinte*. Haarlem, C. H. Bohn.
- VRIES, H. DE, 1913. Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera*. Berlin, Gebr. Borntraeger.
- VRIES, H. DE, 1918. *Van Amoebe tot Mensch*. Utrecht, A. Oosthoek.
- WINKLER, H., 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena, G. Fischer.
- ~ 1794. *Nederlandsch Bloemwerk door een gezelschap geleerden*. Amsterdam, I. B. Elwe.
-



## EXPLANATION OF MIKROPHOTOGRAPHS

The figures are found on Pl. I—VI as follows: Pl. I fig. 1 and 16;

Pl. II fig. 2 and 17; Pl. III fig. 3—6; Pl. IV fig. 7, 8, 9, 11 and 12;

Pl. V fig. 10 and 14; Pl. VI fig. 13, 15 and 18.

Fig. 1—5 refer to pollen of *Hyacinthus orientalis* *Yellow Hammer* *abn. W.*, which served to fertilise the variety *Gertrude*.

Fig. 1. Longitudinal section of an anther, showing the content of both loculi of one theca. The black globes are diploid pollengrains. In their proximity some plurinuclear pollengrains. The rest consists, with the exception of few normal, fertile pollen grains, of aborted ones.  $\times 66.5$ .

Fig. 2. The upper part of the same theca.  $\times 182.5$ .

Fig. 3. A sprouting abnormal pollengrain with 2 haploid nuclei. Nucleolus and the clear area around it, plainly visible. The exine is visible at the right. To the right of this sprouting pollengrain: sterile grains. At the left a sterile pollengrain is seen adpressed to the distended pollentube.  $\times 576$ .

Fig. 4. A sprouting abnormal pollengrain with 3 haploid nuclei. In the distended pollentube one nucleus, the largest one, is in front; this is the vegetative nucleus.  $\times 480$ .

Fig. 5. A sprouting abnormal pollengrain with at least 5 haploid nuclei. The exine (at the left) and the bladder-like pollentube (at the right) are in focus. Inside of the exine 2 globular nuclei are seen. Of the nuclei, present in the pollentube, 2 can vaguely be seen. Below this pollengrain: an abnormal grain, in which one nucleus is seen near the end of the distended pollentube. In its proximity sterile pollengrains.  $\times 480$ .

Fig. 6. A sprouting abnormal pollengrain with 4 globular, haploid nuclei.  $\times 480$ .

Fig. 7. An abnormal pollengrain with 5 crowded haploid nuclei, the one in the center of the group indistinct, while out of focus.  $\times 480$ .

Fig. 8. Between two diploid pollengrains an abnormal one showing karyokinesis. On focussing at different levels 8 chromosomes are seen, so that the grain is haploid. Of the 8 chromosomes 4 are long, 2 of medium size and 2 short. At the upper side of the mikrophoto an abnormal plurinuclear pollengrain in which one of the globular nuclei begins to divide.  $\times 480$ .

Fig. 9. A diploid pollengrain in which the vegetative nucleus and a generative one are quite distinct.  $\times 480$ .

Fig. 10. A diploid pollengrain with a vegetative nucleus and 2 generative ones. It is surrounded by sterile pollen. Both in this case and in the former one, the knife has cut away part of the generative nuclei.  $\times 480$ .

- Fig. 11. A diploid pollengrain, again surrounded by sterile pollen. The alternating dark and light spots in the vegetative nucleus indicate but slight condensation of the chromatine.  $\times 480$ .
- Fig. 12. A diploid pollengrain, lying between sterile and abnormal, plurinuclear grains. Next to the vegetative nucleus, the spindle-shaped generative cell; inside of the latter the compact generative nucleus, cut approximately perpendicular to the longitudinal axis. The but slightly stained round spots are sections of starchgrains. Exine and intine plainly visible.  $\times 820$ .
- Fig. 13. A diploid pollengrain with a vegetative and a generative nucleus, between 2 diploid pollengrains, in which no generative nuclei have as yet been developed.  $\times 480$ .
- Fig. 14. Three pollengrains with diploid nuclei and four with haploid ones. The focus is such that the size of the generative nucleus in the upper diploid pollengrain can be compared with that of the haploid nucleus in the pollengrains, below and above this one.  $\times 480$ .
- Fig. 15. At the top: an abnormal pollengrain with 2 globular haploid nuclei. At the base: a diploid pollengrain, the generative nucleus is in focus, almost its entire length being visible. To the left at this pollengrain: an abnormal plurinuclear one, which has formed a bladderlike pollentube. Between these 3 pollengrains sterile ones of different sizes.  $\times 480$ .
- Fig. 16. Crosssection of the division zone of the root of a diploid seedling arisen from the cross *Gertrude n. V. W. L.* ♀  $\times$  *Yellow Hammer abn. W.* ♂.  $\times 180$ .
- Fig. 17. Crosssection of the division zone of the root of a triploid seedling from the same cross. Both sections are chosen in such a way that the relative size of the nuclei, of the cells and of the section as a whole are comparable.  $\times 180$ .
- Fig. 18. A number of cells of the under left quadrant of the section, pictured in fig. 17,  $\times 1320$ . In the center the nuclear plate, which can already be seen on the former photo; nearly all of the 24 chromosomes (12 long-ones, 6 of medium size and 6 short ones) are visible.
-

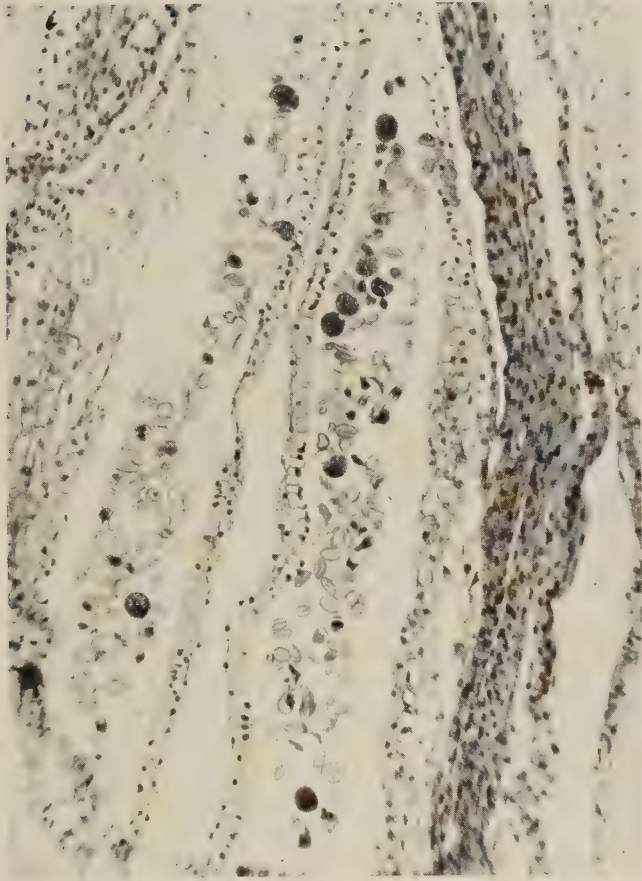


Fig. 1

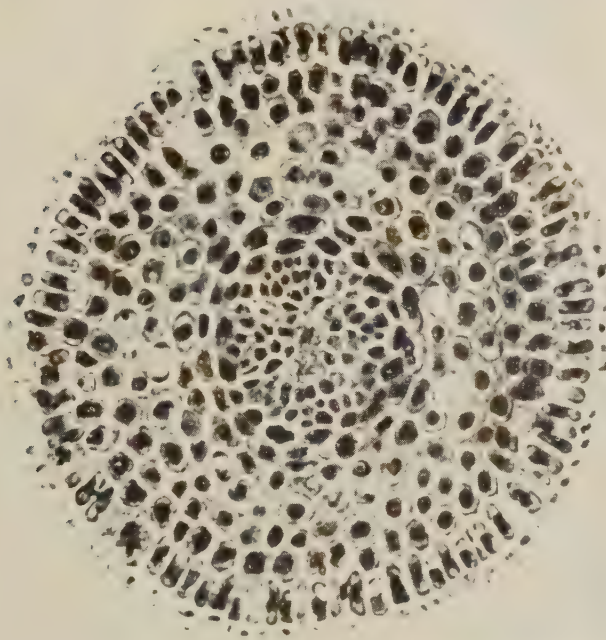


Fig. 16



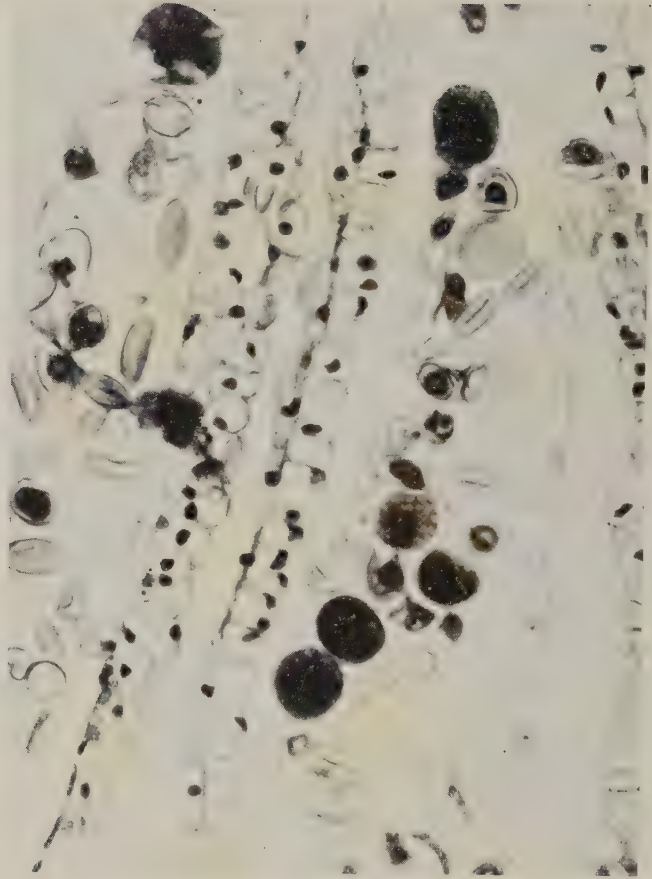


Fig. 2

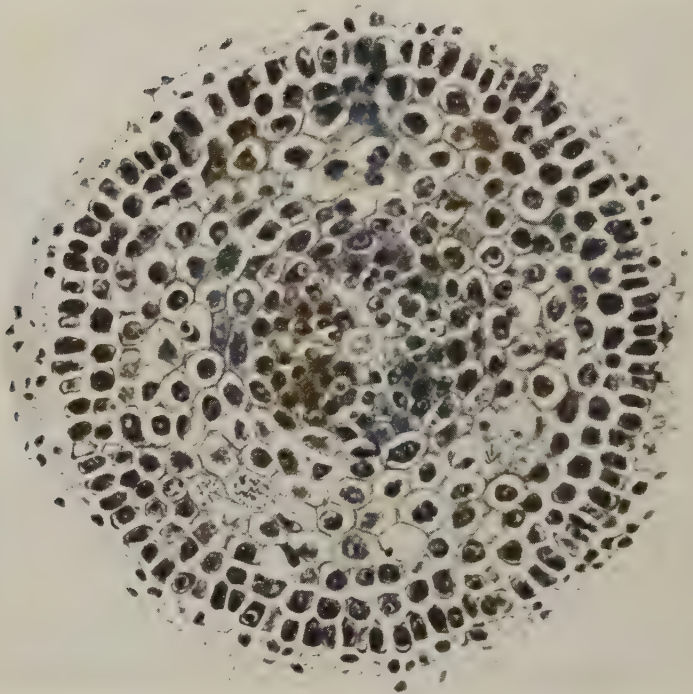


Fig. 71



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7

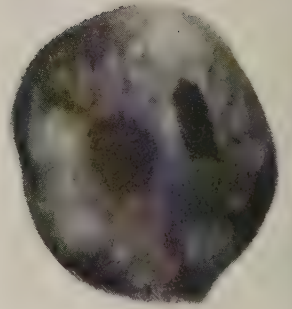


Fig. 9

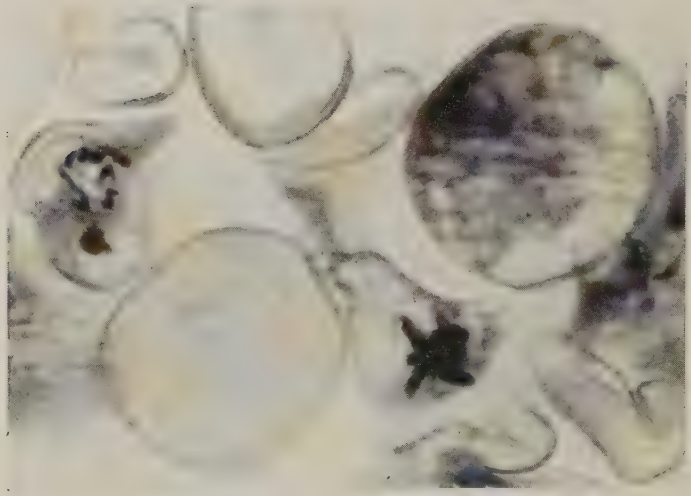


Fig. 8

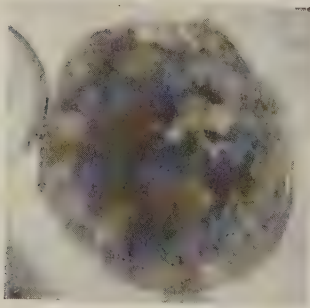


Fig. 11

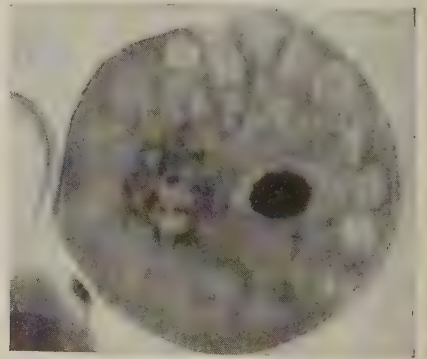


Fig. 12





Fig. 10

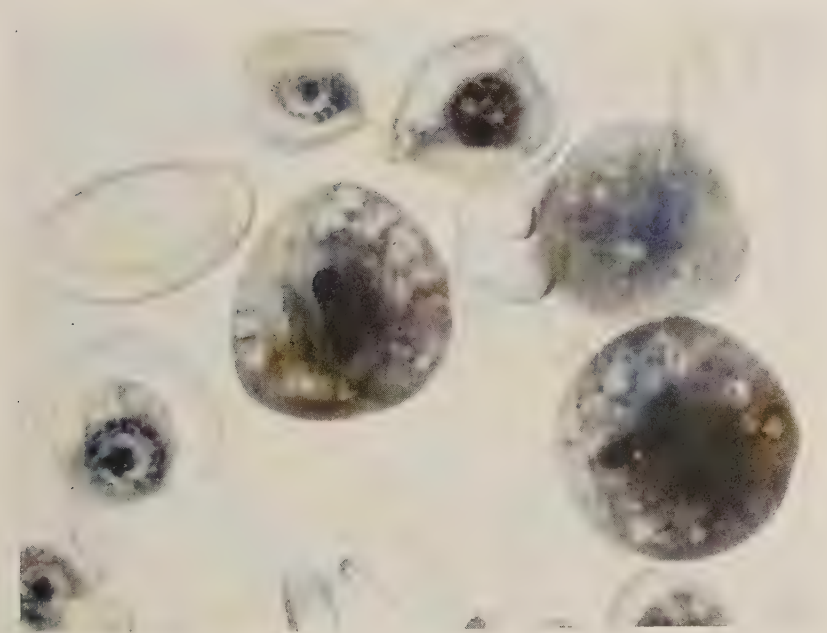


Fig. 14

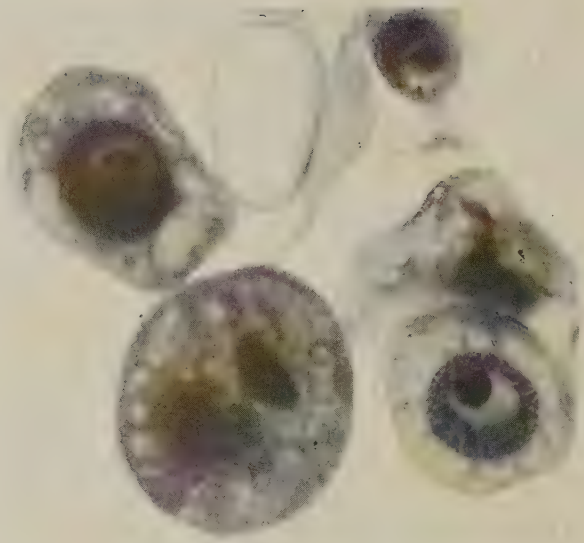


Fig. 13



Fig. 15



Fig. 18

# A CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF SOME SPECIES AND SPECIES-HYBRIDS OF THE GENUS SACCHARUM

by DR. G. BREMER

## II

(Continued from p. 148)

Nine counts of diakinesis-nuclei of *Fidji* gave three times 39 chromosomes, twice I hesitated between 39 and 40, while four times forty were counted. The nuclei of this kind frequently were unclear, in the case of the nucleus of fig. 50 the number 40 was quite certain. In the nuclear plates of *Fidji*, the chromosomes are lying close together. Although this makes counting difficult, a number of nuclear plates can be found in which the number of chromosomes can be determined with certainty. In the nuclear plate of fig. 50 the number is doubtless 40.

In 16 cases counted, 11 gave 40 chromosomes, 2 gave rise to hesitation between 39 and 40, 2 gave 41 and one hesitation between 41 and 42. Doubtless the correct haploid number is 40 for *Fidji* also. The numbers 41 and 42 may be caused by a mistake in counting, probably however, here also, univalent chromosomes are the cause, because during anaphase these sometimes lag behind in the aequatorial plane. Just as in the case of *Ardjoeno*, here also, chromosomes sometimes remain unpaired.

### *The reduction-division of Batjan-cane.*

The diakinesis-nuclei of *Batjan-cane* are frequently not very distinct. This is caused by the fact that the nucleolus always retains the black-blue haematoxyline-color and therefore frequently hides chromosomes from view, while often small nucleoli, as described in the case of *Fidji-cane*, occur.

In fig. 53 a diakinesis-nucleus is pictured in which 40 chromatine-elements could be distinguished. In 13 diakinesis-counts the numbers found, differed from 37 to 41. The images of the nuclear plates also



were frequently indistinct. In fig. 54 a nuclear plate is seen, in which 40 elements were observed, one of these elements however, lying a little above the middle of the nuclear plate, was so faintly stained, that, while probable, it is not quite certain, that this element was a chromosome. The count of 16 metaphases gave once 37, four times 40, four times hesitation between 40 and 41 and seven times 41. The number 37 is certainly the result of faulty observation caused by an unclear preparation. Remarkable is the frequency of the number 41; this is perhaps caused by the presence of univalent chromosomes; sometimes chromosomes lagging behind are met with again in anaphase.

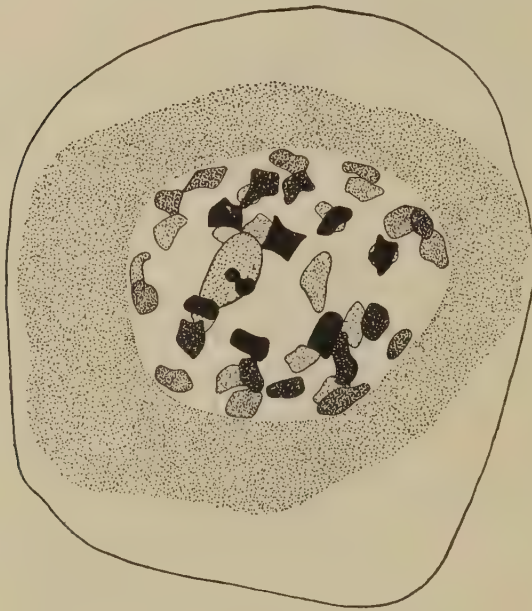


Fig. 53.

Fig. 53. Pollenmothercell of *Batjan* in diakinesis  $\times 2300$ .



Fig. 54.

Fig. 54. Nuclearplate of the heterotype division in *Batjan*  $\times 2300$ .

In all probability the haploid chromosomenumber of *Batjan*-cane is therefore 40 also.

#### *The reduction division in Bandjermasin hitam-cane*

In prophase the pairing of part of the chromosomes fails, almost always, to occur. In diakinesis the chromosomes which were not united to gemini are again lying two by two together. In fig. 55 a nucleus with 2 unpaired chromosomes and 39 gemini is pictured. The unpaired chro-

mosomes are seen in the drawing lying close together at the upper-end of the nucleus, adpressed to its wall. Nearly always a larger number of unpaired chromosomes is present, as in fig. 56, where 1 set of unpaired chromosomes is seen at the left and 4 sets at the right side of the nucleus so that 35 gemini and 10 unpaired chromosomes are present. By counting always 2 unpaired chromosomes as 1 geminus, the results of 16 counts varied from 38 to 42; the preparations however were frequently very indistinct on account of the frequent presence of small nucleoli.



Fig. 55.

Fig. 55. Pollen-mothercell of *Bandjermasin hitam* in diakinesis  $\times 2300$ .

Counts of nuclearplates of *Bandjermasin hitam* were impossible as the chromosomes were too much crowded. During anaphase unpaired chromosomes are always present in variable number. In fig. 57 a spindle is seen with 4 unpaired chromosomes, all of which however have already been split longitudinally. In the frequent occurrence of unpaired chromosomes *Bandjermasin hitam* agrees fully with *G. D. N. G.*

A preliminary investigation of some other kinds of sugarcane also gave 40 as the probable haploid chromosome number. Fig. 58 shows a nuclear plate of *Teboe Sampang A*, in which all of the 40 chromosomes were lying in one level.

In the E M C of the sugarcane, reduction-division also doubtless occurs. Normal synapsis-skeins, spiremes, diakinesis-stages, metaphases and interkinesis stages were observed. In as much as each flower contains but one E M C, which, moreover is usually cut by the knife, the chromosomes can but rarely be counted. Diakinesis-stages only can be used for counting. The nuclear plate is always lying obliquely in the ovule so that there is no chance to observe it from one of the poles. Fig. 59 shows a diakinesis-stage of an E M C of the *seedling-cane* 247 of Bouricius; in it approximately 40 gemini were present.

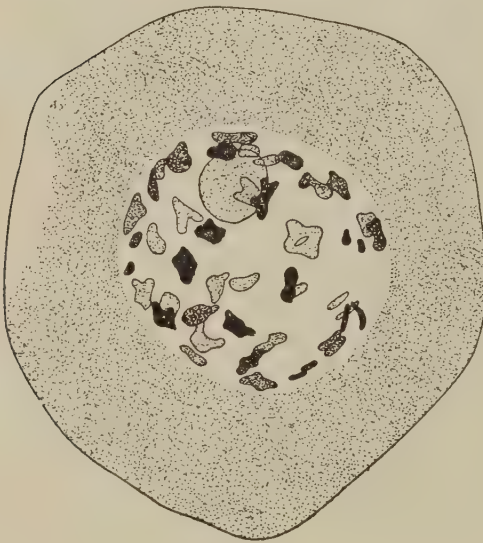


Fig. 56.

Fig. 56. Pollen-mothercell of *Bandjermasin hitam* in diakinesis  $\times 2300$ .



Fig. 57.

Fig. 57. Anaphase of the heterotype division in *Bandjermasin hitam*  $\times 2300$ .

That the haploid number was indeed 40, was seen in the case of the two anaphases of P M C, pictured in the figures 60 and 61. In fig. 60, 40 chromosomes are seen in each of the groups moving towards the poles. In fig. 61, 38 chromosomes are seen in each of these groups, while 4 unpaired chromosomes lagged behind in the aequator, 3 of which have been split already longitudinally.

In the case of *Batjan* I succeeded once to count, in an interkinesis-nucleus from a megaspore-diad, approximately 40 chromosomes.



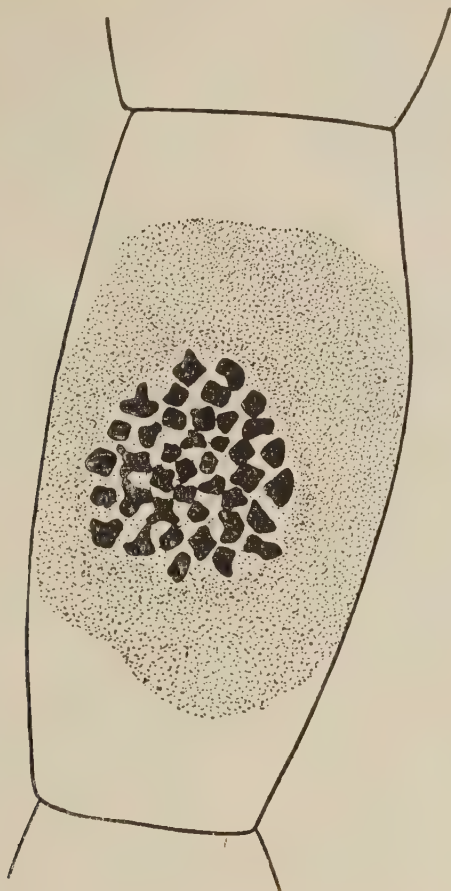


Fig. 58.

Fig. 58. Nuclar plate of the heterotype division in *Teboe Sampang A*  $\times$  2300.

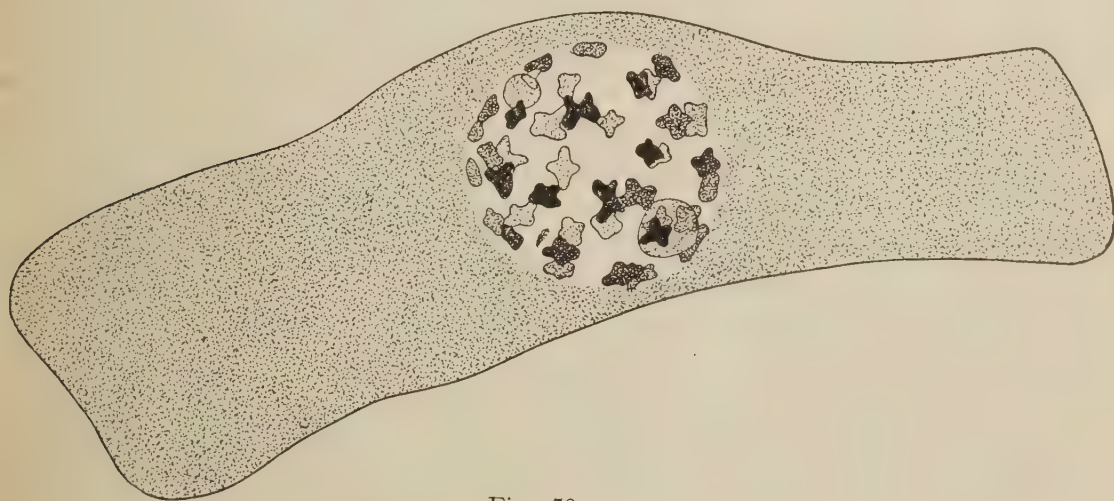


Fig. 59.

Fig. 59. Embryosack-mothercell of the *variety-hybrid* 247 B  $\times$  2300.

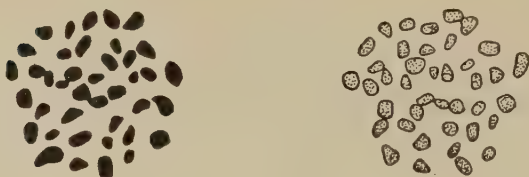


Fig. 60.

Fig. 60. Anaphase of the heterotype division in 247 B  $\times$  2300.

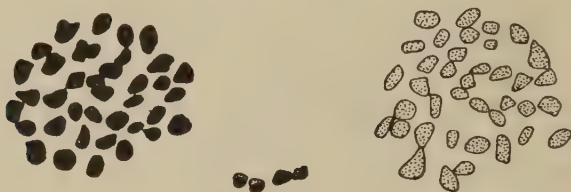


Fig. 61.

Fig. 61. Anaphase of the heterotype division in 247 B  $\times$  2300.

*Abnormal division of the pollenmothercells in Green  
German New Guinea cane*

It has been pointed out already that it may happen in the case of *G. D. N. G.*, that the pairing of chromosomes in the prophase of the division of the PMC fails almost completely. The result is an extremely abnormal division-process, during which normal chromosome-reduction does not occur. Tetrads are formed which show all kinds of abnormalities, and which contain often more than 4 cells. This was observed in preparations of 12 flowers all derived from *one* axis of a panicle which otherwise shewed normal division. In these flowers these abnormal divisions were very frequent; simultaneously transitions to normal division and normal division itself were observed. Figure 62 shows a diakinesis-nucleus with pretty nearly all chromosomes in sets of two, which however do not combine to gemini. Frequently the chromosomes of one set are lying parallel to one another, which is particularly evident in the case of chromosomes visible when focussing at a high and at a low level. When focussing at a high level, a rather thick, somewhat  $\bigcirc-\bigcirc$  shaped chromosome is seen, which lies unpaired; this is probably a geminus. The chromosomes lying at an intermediate level and which are drawn in the figure at the contour of the nucleus, are frequently so super-imposed that the picture can become unclear. Consequently the

total number of chromosomes can not be stated with absolute certainty, but approximates 80 closely.

At the end of diakinesis the chromosomes are much shortened and almost as broad as long, so that it can no longer be observed that they belong two by two together.

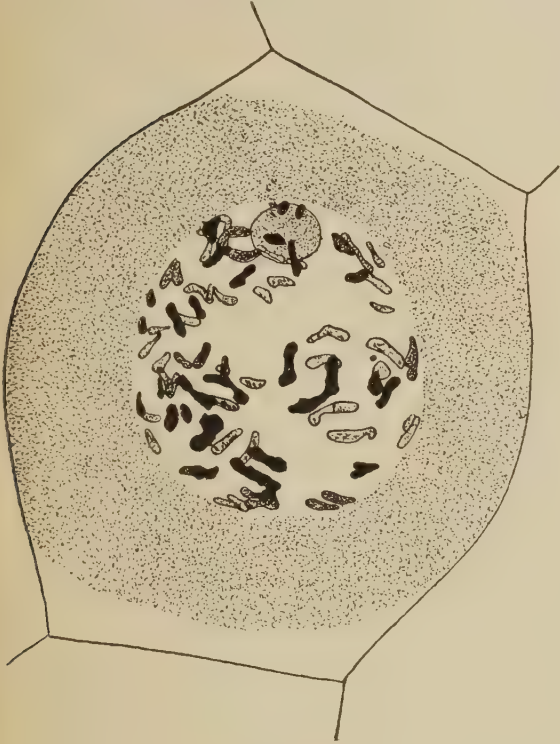


Fig. 62.



Fig. 63.

Fig. 62. PMC of *G. G. N. G.* in diakinesis (abnormal division)  $\times 2300$ .

Fig. 63. Metaphase of an abnormal division of a PMC of *G. G. N. G.*  $\times 2300$ .

In the nuclear plate the chromosomes lie in approximately diploid number. This can be seen in fig. 63. The chromosomes, which here are univalent, are clearly smaller than gemini and possess an other shape; some show indications of longitudinal splitting. Most chromosomes lie exactly in the aequatorial plane, a few however become visible when focussing at a higher or lower level. Their number is approximately 80. Seen from the side, one never sees the chromosomes all in one plane. *Nowhere nuclear spindles are visible.* This is perhaps due to the great transparency of the cytoplasm but it may also be due to a non-development or to but a slight development of the spindle.

During anaphase one never sees the chromosomes reach the poles;



normal telophases are entirely absent. In fig. 64 an anaphase is pictured. Between two groups of chromosomes which move towards the poles a group of chromosomes is seen, still lying on the aequator. One sees, that the chromosomes of the aequatorial group are just as large as those of the groups moving towards the poles. There is consequently no question of a longitudinal splitting of these chromosomes. Indications of such a splitting can be observed however in some chromosomes of each of the three groups. In the middle of the aequator two chromosomes show the geminus-shape. The number of chromosomes is approximately 80.



Fig. 64.

Fig. 64. Anaphase of an abnormal division of a PMC of *G. G. N. G.*  $\times 2300$ .

Such anaphases are rather frequently seen. Only in transition-cases to this entirely abnormal division one still sees a regular movement of the chromosomes towards the poles.

It is probable that the chromosomes are distributed, purely according to chance, over the daughternuclei. Usually these will obtain approximately equal numbers, but it results from the division-figures of later stages, that this is not always the case.

One sees in fig. 65 how the cellwall between the daughter-cells is formed. The wall is here still ring-shaped and seems to halve the cell. The chromosomes, which are still lying on the aequator, must, according to chance only, get into the one or into the other cell. The number of

chromosomes in the daughtercells so, of course, becomes smaller than that in the mothercell, but the reduction takes place in an entirely abnormal manner. A nuclear wall is now formed around the chromosomes in the daughtercells. The diads can have a different aspect. In fig. 66 one is seen with one of the nuclei laced around the middle.



Fig. 65.

Fig. 65. Formation of a diad in a PMC of *G. G. N. G.* dividing abnormally  $\times 1750$

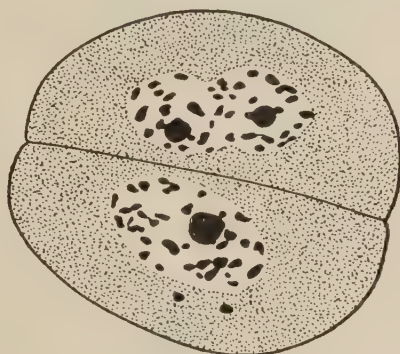


Fig. 66.

Fig. 66. Abnormal Pollen-diad of *G. G. N. G.*  $\times 1750$ .

In the strangest manner tetrads are now apparently formed, which frequently contain more than 4 cells. Fig. 67--70 show examples; a great many others could have been added, but it is of no use to dwell upon these abnormalities, as there is little chance that they should end in the formation of fertile pollen.

Fig. 67 shows a „diad”, one cell of which contains a large nucleus with fully 40 chromosomes, while the other cell has begun to divide; this division proceeded in so irregular a way, that at one side 6 chromosomes arrived, while at the other end more than 40 were crowded close together, the cell wall between these two groups has been formed but partly.

Fig. 68 shows a „homotype” division with three nuclear plates with clearly unequal chromosomenumbers. This division will probably produce a hexad and it is questionable whether it will end at that.

A hexad is figured in fig. 69. In five cells of very unequal size hardly



Fig. 67.

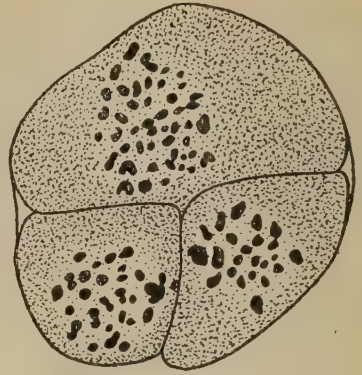
Fig. 67. Abnormal „pollen-diad” of *G. G. N. G.*  $\times 1750$ .

Fig. 68.

Fig. 68. Abnormal „homotype-division” of *G. G. N. G.*  $\times 1750$ .

any nuclear substance is present, they contain but very few chromosomes. The sixth cell, on the contrary, contains more than 70 chromosomes, lying in one plane, so that this cell probably divides once. Evidently the distribution of the chromosomes must have taken place in a very unequal way during the first division over the two daughtercells, one getting nearly all of them.



Fig. 69.

Fig. 69. Formation of an abnormal „tetrad” of *G. G. N. G.*  $\times 1750$ .

Fig. 70.

Fig. 70. Hexad of *G. G. N. G.*  $\times 1750$ .

In fig. 70 a hexad is figured the cells of which are of very unequal size. This very irregular division of the pollen-mothercells leads to the most curious abnormalities. No rule is discernable. As fig. 69 clearly shows, there is no longer any fixed relation between the quantity of nuclear substance and that of the cytoplasm of the cells. Doubtless



many of these cells must degenerate. It is very questionable whether any of them will develop into fertile pollen. Probably the anthers containing such pollencells will not attain full development but shrivel, as is always the case with anthers of sugar-cane which contain little or no fertile pollen. The chance, that pollengrains, arising from these abnormal divisions, will cause fertilisation is therefore extremely slight. Still it is important to know, that besides normal pollenformation this quite abnormal kind of division occurs. Only investigation of a large quantity of material of a species allows one to state definitely that no abnormal pollenformation occurs within it.

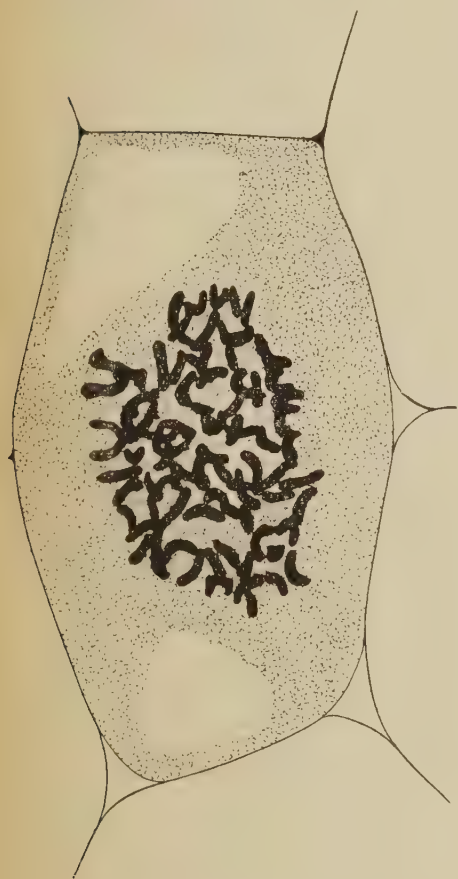


Fig. 71.

Fig. 71. Nuclear plate of a dividing cell in a root-tip of *Black Cheribon*  $\times 2300$ .

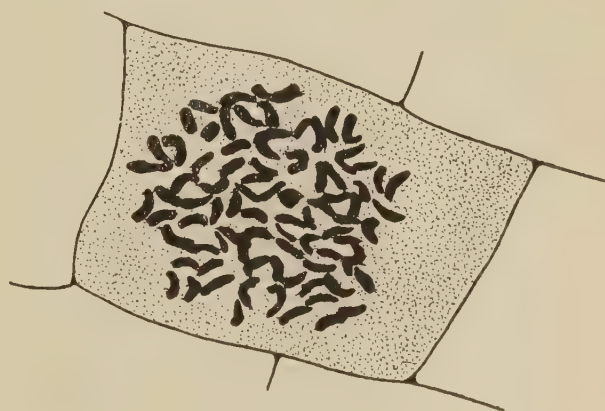


Fig. 72.

Fig. 72. Nuclear plate of a dividing cell in a root-tip of *Fidji*  $\times 2300$ .

The somatic chromosomenumber of sugarcane can not be ascertained definitely, because the chromosomes in the nuclearplates of cells of root tips are too crowded and possess a longitudinally

stretched, curved, shape. Fig. 71 and 72 shows such plates of *Black Cheribon* and of *Fidji*, containing approximately 80 chromosomes. In the microscopical images of these nuclear plates the chromosomes were slightly less distinctly separated than in the drawings. The images however are so indistinct that a re-drawing of these nuclear plates doubtless would give a somewhat different result, still, then also, the number of chromosomes would approximate 80.

The nuclear plates of preparations of *Red Egyptian cane* gave figures very much like those of *Black Cheribon*. They also contain approximately 80 chromosomes, which is, as it should be, as these two „kinds” are identical.

§ 4. *The Chromosome-numbers of the British-Indian Saccharum-varieties Chunnee and Ruckree II*

It is not easy to conclude to a definite chromosome-number in the case of these forms.

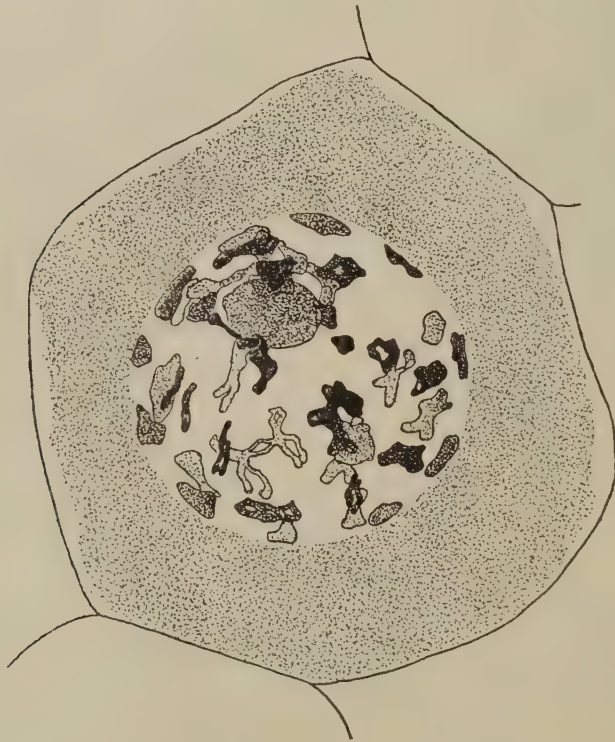


Fig. 73.

Fig. 73. PMC of *Chunnee* in diakinesis  $\times 2300$ .

In the counts of diakinesis-nuclei the number varied from 46 to 51, in metaphase similar results were obtained. This would lead one to suppose the right haploid number to be 48, which would form a series with the numbers 40 and 56. There is however no question of 48 gemini being present in the PMC. The varying numbers are caused by the presence of unpaired chromosomes. It is difficult to count the chromosomes in the diakinesis-nuclei of *Chunnee*. It is not the nucleolus which causes the difficulty, as this body is generally fully decolorised and transparent. The cause of the difficulty lies in the fact that frequently masses of chromosomes are not lying adpressed to the nuclear wall but in the nuclear cavity. In *Saccharum officinarum* the univalent chromosomes are easily recognised in diakinesis because they are arranged in sets of two, this is not so in *Chunnee*-cane or at least not so clear.

Fig. 73 shows a nucleus in diakinesis in which a large number of the chromosome-elements have clearly the shape of gemini. Of one element, visible at a low adjustment, the two chromosomes composing it, looked as if they had undergone longitudinal fission, which is not impossible as among other plants longitudinal splitting of chromosomes during diakinesis, to be completed in the homotype division, has occasionally been observed.

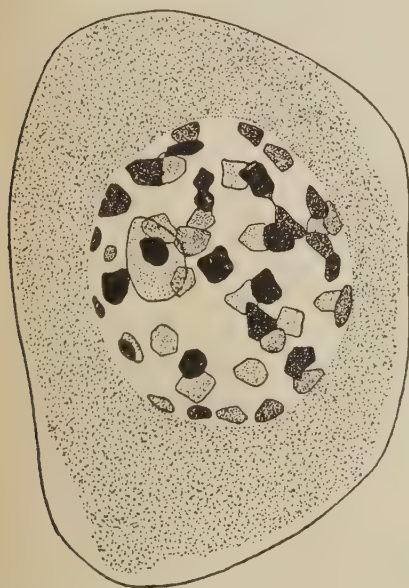


Fig. 74.

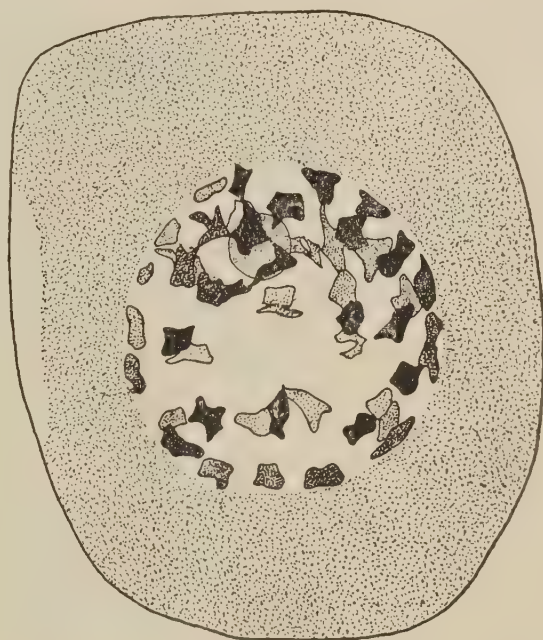


Fig. 75.

Fig. 74 and 75. Pollenmothercells of *Chunnee* in diakinesis  $\times 2300$ .



It is also possible however, that we have to deal with two gemini, lying so close together, that they simulate one. The total number of chromosomes of this nucleus could not be determined with certainty as they were crowded too much around the nucleolus.

Fig. 74 shows an exceptionally small diakinesis-nucleus of *Chunnee* with almost certainly 48 chromatine-elements. At the extreme left one sees 4 small chromosomes, which are probably univalent. At the right, a little above the middle of the figure, one sees a chain of 4 grey chromosomes, partly covered by two dark ones. Here therefore a crowding of chromosomes has taken place. This is frequently the case, to such a degree even, that clumps of chromosomes are formed.

Fig. 75 shows the double nature of the gemini much more distinctly, but the total number of chromosomes can not be determined, it is approximately 47.

In side-views of metaphases the univalent chromosomes can clearly be distinguished from the gemini. The gemini are diamond-shaped and are lying exactly in the aequator, the univalent chromosomes are but half as big, have a more rounded shape and lie often a little above or below the aequator, as fig. 76 clearly shows. During metaphase and

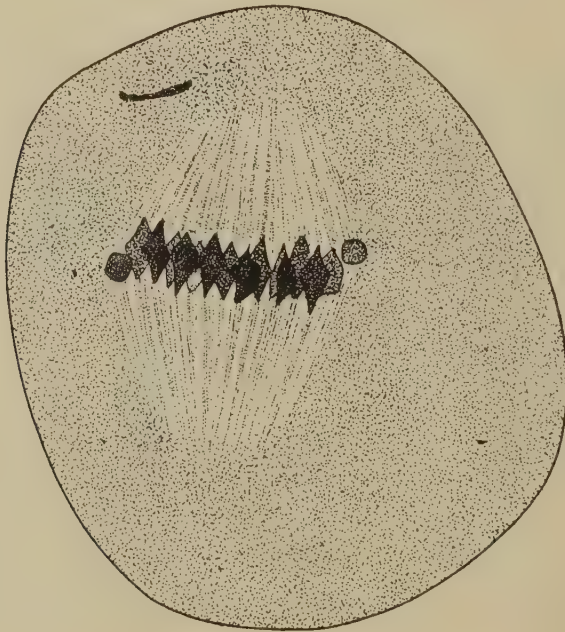


Fig. 76.

Fig. 76. Metaphase of the heterotype division of *Chunnee*  $\times$  2300.

telophase also one always finds, in the cytoplasm, usually near one of the poles, a long membranaceous body. Possibly this is a rest of the nucleolus. It is also regularly present in *Ruckree* II, while it is never found in any of the other *Saccharum*-species, so that it apparently is characteristic of the group of cane-varieties to which *Chunnee* and *Ruckree* belong.

Counting chromosomes in polar views of nuclear plates is difficult in the case of *Chunnee*. In 28 counts the results vacillated between 46 and 50. Fig. 77 gives a picture of a plate containing certainly 47 chromatin-elements.

In anaphase clearly unpaired chromosomes, which lag behind, can be distinguished from the gemini. Fig. 78 pictures an anaphase, in which the two chromosome-groups lie obliquely, each containing about 43 chromosomes; between the two groups 4 unpaired chromosomes are seen, which have already undergone fission.

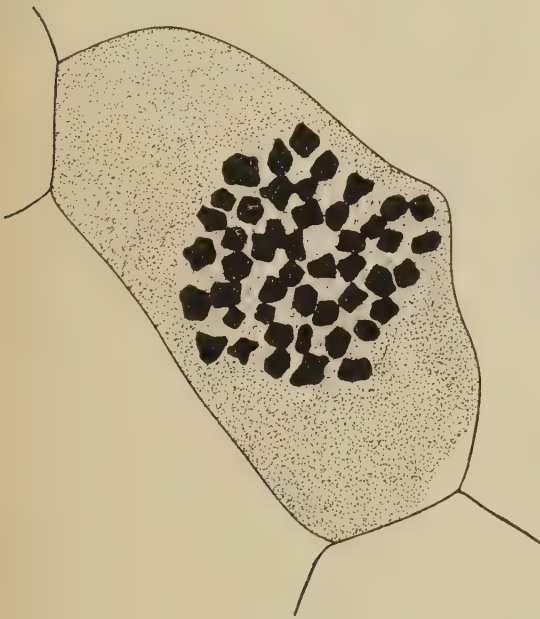


Fig. 77.

Fig. 77. Nuclear plate of the heterotype division of *Chunnee* viewed from one of the poles  $\times 2300$ .



Fig. 78.

Fig. 78. Anaphase of the heterotype division of *Chunnee*  $\times 2300$ .

An anaphase, viewed from one of the poles is seen in fig. 79. The two chromosome-groups lie in the same section and can be observed at a different adjustment. It is seen, that the chromosomes are arranged in

a similar way in each group, which makes it probable that all are derived from gemini. One chromosome probably still lies in the aequator, it is visible at a lower level than the highest group and is unpaired.

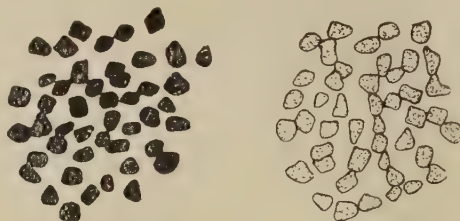


Fig. 79.

Fig. 79. Anaphase of the heterotype division of *Chunnee* in polar view  $\times 2300$ .

In both groups 45 chromosomes are present, while 1 lags behind, pointing to 91 as the diploid number. Even if not all chromosomes of the two groups were derived from gemini, one should still have to conclude to this number, as there is no reason to assume that in these groups unpaired split chromosomes should already be present, which could be the cause of the finding of too high a diploid number.

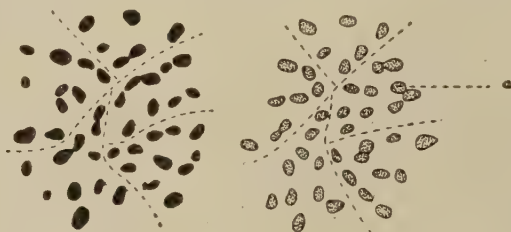


Fig. 80.

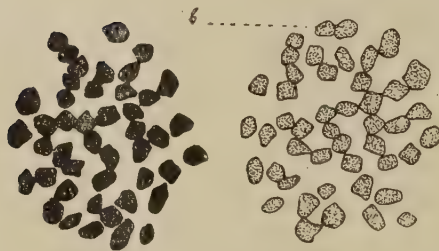


Fig. 81.

Fig. 80 and 81. Anaphases of the heterotype division of *Chunnee*  $\times 2300$ .

In fig. 80 also, the corresponding arrangement of the chromosomes in both groups, is apparent. In the drawing of the highest group, 4 chromosomes lying in the aequator are indicated; of the one, lying to



the right, it was however uncertain whether it really was a chromosome. To emphasize the corresponding arrangement of the chromosomes, dotted lines are drawn. One sees, that chromosome *a* has no partner in the highest group, so that this is an univalent undivided chromosome, which is drawn, as a whole, towards the lower pole. The highest group contains 43, the lowest 44 chromosomes, between 3 or 4 unpaired ones are found; this points towards a diploid number of 90 or 91, while probably in this nucleus 43 gemini and 4 or 5 univalent chromosomes are present.

In fig. 81 the corresponding arrangement of the chromosomes in both anaphase-groups again is apparent. Chromosome *b* has no partner in the highest group. It is visible at a slightly higher level than the other chromosomes, possibly it is still in the aequator. The highest group contains 45, the lowest 46 chromosomes. It is not impossible that a very small number of chromosomes has been lying as single chromosomes in the aequator; in that case also the diploid number is to be fixed at 91.

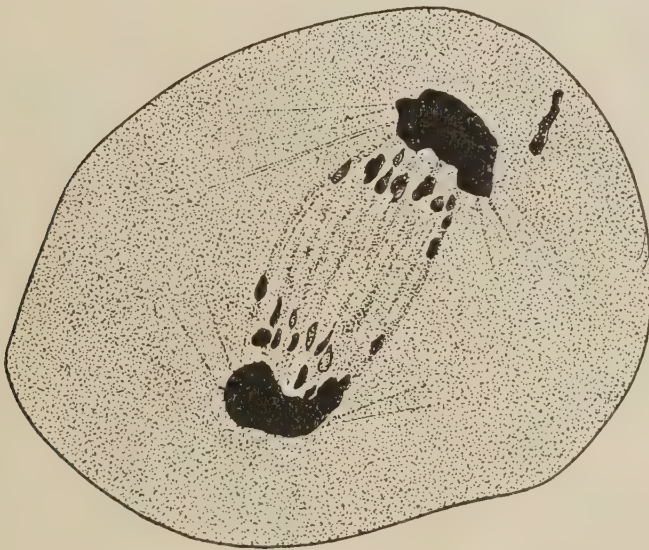


Fig. 82.

Fig. 82. Anaphase of the heterotype division of *Chunnee*. The split, unpaired, chromosomes approach the poles  $\times 2300$ .

The corresponding arrangement of the chromosomes in both anaphases almost excludes the making of a mistake in counting. Granting the possibility of a very small error, the diploid number can be either

90 or 91, 91 being by far the more probable number however. When, therefore, the pairing in the PMC is complete, this would probably lead to 45 gemini and one single chromosome.

It seems impossible to admit 91 as the diploid chromosomenumber of *Chunnee*, as diploid chromosomenumbers are usually pair. The possibility, to my way of looking at the question, is however not excluded that *Chunnee* and *Ruckree* are descendants of a *Saccharum*-species with 48 chromosomes in the haploid and 96 in the diploid phase. By irregular reduction-division of such a species, gametes could have been formed with a little less than 48 chromosomes, and these, after union, could have produced a form with 91 chromosomes in the diploid phase. We shall again refer to this point in the third chapter.

Counts of chromosomes in the homotype division of *Chunnee* are not possible.

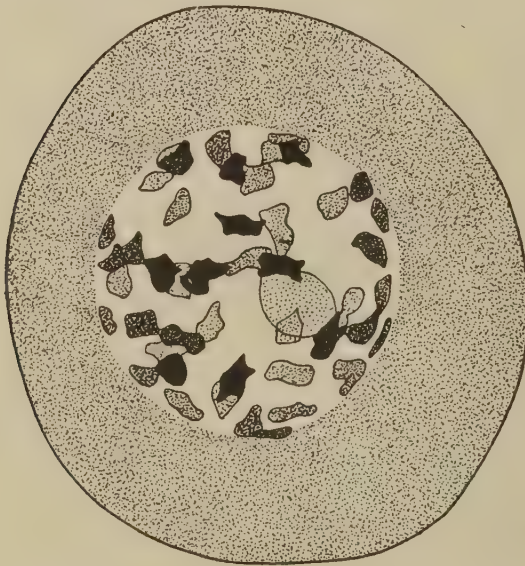


Fig. 84.



Fig. 83.

Fig. 83. Pollen-mothercell of *Ruckree* II in diakinesis  $\times 2300$ .

Fig. 84. Nuclear plate of the heterotype division of *Ruckree* II  $\times 2300$ .

The preparations of *Ruckree* II cannot be distinguished from those of *Chunnee*, the dividing PMC of both are quite similar.

Of 10 counts of diakinesis-nuclei of *Ruckree* II the results vacillated between 46 and 48.

Fig. 83 shows a diakinesis-nucleus containing probably 45 or 46 chromatine-elements.

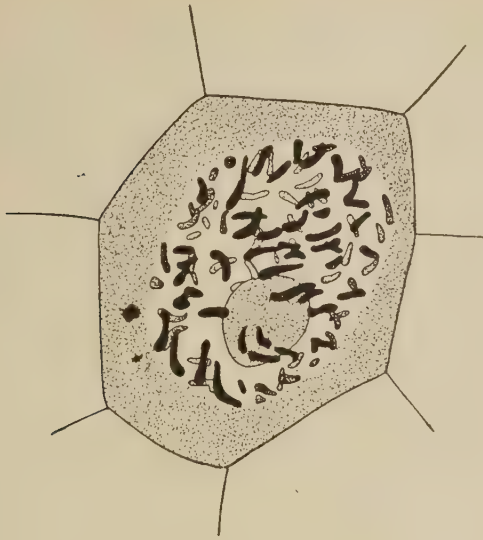


Fig. 85.

Fig. 85. Cell from a roottip of *Chunnee* in prophase  $\times 2300$ .

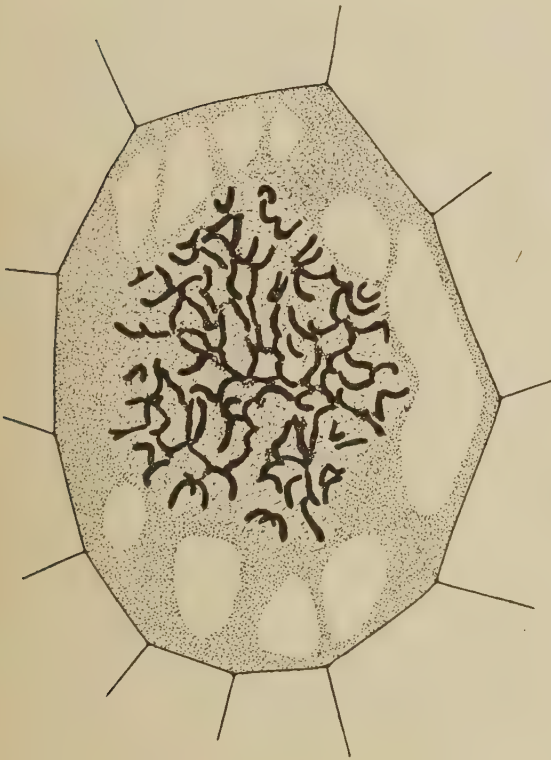


Fig 86.

Fig. 86. Metaphase of a cell of a roottip of *Chunnee* in division  $\times 2300$ .

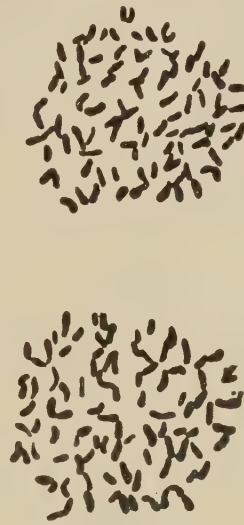


Fig. 87.

Fig. 87. Anaphase of a cell of roottip of *Chunnee* in division  $\times 2300$ .



In 11 metaphase-counts, numbers from 46 to 48 were found. Fig. 84 pictures a nuclear plate with approximately 48 chromosomes.

Anaphase counts of *Ruckree* II could not be made.

Doubtless the chromosomenumber of *Ruckree* is about the same as that of *Chunnee*; the possibility of a small difference between the two is however not excluded, but it would be a very laborious task to settle this point, as one is limited to anaphase-counts, while only 3 anaphases, in which the chromosomes could be counted, were met with in a large number of *Chunnee*-preparations.

Figures 85, 86 and 87 picture a prophase, a metaphase and an anaphase of dividing, somatic, *Chunnee*-cells. As the chromosomes are very small, elongated and curved, an entirely exact count was not possible; nor was it in the case of *Ruckree*. In the drawings the chromosomes are drawn slightly more apart, than in the observed microscopical images. In reality the chromosomes occasionally lie so exactly in each other's prolongation that their number cannot be determined with absolute certainty. The presence of slightly stained protoplasmic unions between the chromosomes causes an additional difficulty. Doubtless however, the chromosome number of the somatic nuclei of *Chunnee* and *Ruckree* does not differ much from 90.

64

### CHAPTER III

#### DISCUSSION OF THE RESULTS OF THE FORMER CHAPTER IN CONNEXION WITH THE LITERATURE

It results from the investigation, that the haploid chromosome-number of *Saccharum officinarum* is 40, while that of *S. spontaneum* is 56. In the case of the British Indian canes *Chunnee* and *Ruckree* II, the number of chromatine-elements in diakinesis and metaphase of the heterotype division turned out to be 45—50, while the differences were due to the presence of a smaller or larger number of univalent chromosomes. It could be derived from diaster-stages of PMC that the diploid chromosome number of *Chunnee* should be 90 or 91. The chromosome-number which previous investigations FRANCK <sup>1)</sup> and KUWA-

---

<sup>1)</sup> W. J. FRANCK, Somatische kern- en celdeeling en microsporogenese bij het suikerriet. Dissertatie 1911.

DA<sup>1)</sup> found for *Saccharum officinarum* do not tally with the haploid number 40 found by me.

FRANCK found diploid 28, haploid 14. He investigated the somatic number in the case of *Red Egyptian* cane, which, both according to MOQUETTE's, as to JESWIET's judgement, is identical with *Black Cheribon*-cane. In the case of both these canes, I found in the somatic cells about 80 chromosomes. The haploid chromosomenumber was determined by FRANCK in the case of the seedling 234 of the Experimentstation Oost-Java at Pasoeroean. This seedling is a species-hybrid between *Black Cheribon* and *Chunnee*. KOBUS, who imported the British Indian variety *Chunnee*, was already of opinion, that *Chunnee* could not belong to *Saccharum officinarum*, KUWADA gives about 68 as the diploid chromosome-number of both *Saccharum officinarum* and *S. spontaneum*. He pictures a nuclear plate of a somatic cell of *S. officinarum*. This drawing gives a tolerably good picture of such a nuclear plate. That KUWADA, in the case of *S. officinarum*, concluded to a somewhat lower chromosomenumber than 80 may have been caused by the fact, that counts are extremely difficult. To me it is not so easily explained why he came to the same number of 68 in the case of *S. spontaneum*. The chief-results of my investigation are:

1°. that different forms of the species *Saccharum spontaneum* have the same chromosome-number.

2°. that five very different forms of the species *Saccharum officinarum* have the same chromosomenumber, which number differs from that of *S. spontaneum*.

3°. that two British Indian *Saccharum*-varieties, which, according to JESWIET, probably belong to a species of *Saccharum* growing spontaneously in British-India, have a corresponding chromosomenumber, differing from the numbers of *S. spontaneum* and *S. officinarum*.

So far then, those forms have a corresponding chromosomenumber, which also correspond in certain morphological characters, so that the subdivision of *Saccharum* based on the different chromosomenumbers runs parallel to its subdivision, based on morphological characters.

In the case of *Saccharum*-forms, which, on account of certain more or less deviating habit-characters, can but doubtfully be referred to

---

<sup>1)</sup> YOSHINARI KAWADA. Ueber die Chromosomenzahl von Zea Mays L. Botanical Magazine Vol. XXIX, 1915, p. 87.

one or the other species of *Saccharum*, cytological investigation may therefore be able to give a decisive answer. This may also be the case with forms, which, after selfings give a heterogeneous progeny <sup>1)</sup>).

It was already pointed out in the introduction, that the chromosome numbers frequently form a series within a genus. The chromosomenumbers 40 in the case of *S. officinarum* and 56 in that of *S. spontaneum* could be considered as terms of a series with the basic number 8.

It would however be very risky, to say now already, that such a series of chromosomenumbers occurs within the genus *Saccharum*.

The diploid chromosomenumber of *Chunnee* is 90 à 91, and may certainly not be fixed at 96. The haploid number therefore is not 48, but approximately 46. The chromosomenumber of *Chunnee* therefore does not form part of a series of 8. This however does not prove the non-existence of such a series, because one could presume that ancestors of *Chunnee* and *Ruckree* II did possess 48 as the haploid and 96 as the diploid number, but that irregularities in chromosome-distribution of these ancestors had led to the formation of gametes with a chromosomenumber slightly inferior to 48. Chromosomes which remained unpaired and which during reduction were distributed irregularly over the daughternuclei or all of which had not become included in the pollen grains, could have played a role.

A comparison of the size of the nuclei of PMC of the investigated *Saccharum*-forms during the diakinesis-stage, shows that the nuclei of *S. spontaneum* are larger than those of *Chunnee*, while those of *S. officinarum* are smaller.

In the case of the banana-races: *Dole*, *Radjah Siam* and *Kladi* TISCHLER <sup>2)</sup> had found, that the nuclear volumina of the PMC in synapsis stood to one another in the proportion 1 : 2 : 3. The chromosomenumbers of these in the gametophyte were 8 : 16 : 24, so that the nuclear volume is proportional to the chromosomenumber.

BALLY <sup>3)</sup> found, that the nuclear volumina of *Triticum vulgare* and

<sup>1)</sup> It results from a preliminary investigation, that *Teboe Hitam Rokan*, which in habit differs somewhat from *Saccharum officinarum*, possesses about 30 chromosomes in the haploid phase, while *Loether's cane*, which, on selfing, gives types, differing from *S. officinarum*, has about 50 chromosomes in the haploid phase.

<sup>2)</sup> G. TISCHLER. Untersuchungen ueber die Entwicklung des Bananenpollens I. Archiv f. Zellforschung. Bd. V. p. 649.

<sup>3)</sup> W. BALLY. Die Godronschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*-arten. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. XX, 1919.



*Aegilops ovata* were the same, notwithstanding *Triticum* should have 8 and *Aegilops* 16 chromosomes. The chromosomes of *Triticum* however should be twice as large as those of *Aegilops*. For his measurements BALLY choosed PMC in synapsis, which still touched one another, because the central cavity had not yet been formed. Measurements of mine during the corresponding stages of *S. officinarum* and of *S. spontaneum*, showed that the nuclei of the PMC of these species, were during this stage about of the same size. Measurements of diakinesis-nuclei gave the following results:

<i>S. officinarum</i>		<i>Chunnee</i>	<i>S. spontaneum</i>
<i>G. D. N. G.</i>	<i>Ardjoeno</i>	number of	number of
numb. o. observ.	numb. of observ.	observations	observations
25	25	25	30
$d = 14.84 \mu$	$d = 14.80 \mu$		
$d_1 = 14.82 \mu$		$d_2 = 16.14$	$d_3 = 16.28$
$r_1 = 7.41 \mu$		$r_2 = 8.07$	$r_3 = 8.14$
$r^3_1 = 406.9$		$r^3_2 = 524.6$	$r^3_3 = 539.3$

The proportion of the nuclearvolumina of *S. offixinarum*, *Chunnee* and *S. spontaneum* therefore is 41 : 52 : 54.

The nuclear volumina of *S. officinarum* and *S. spontaneum* in diakinesis therefore are approximately proportionate to the chromosome-numbers of the species e. g. 40. and 56.

The *Chunnee*-cane which possesses in the haploid phase approximately 46 chromosomes deviates in this respect rather considerably.

C. A. BARBER<sup>1)</sup> is of opinion, that the *Saccharum*-varieties which produce sugar in British India, to which *Chunnee* and *Ruckree* belong, have arisen during a long period of mutation from *Saccharum spontaneum*. He considers these forms to be varieties of the species *Saccharum officinarum* He writes:

*Saccharum spontaneum* is the only species in the genus, which has close botanical relations with the sugarcane, which is named botanically *Saccharum officinarum*". He considers it probable that the thick tropical sugarcane-varieties are descendants of another, related, species which no longer occurs in the wild state. Still he counts with the possibility that these also may have arisen from *S. spontaneum*. Of this he writes:

<sup>1)</sup> C. A. BARBER. The origin of the Sugarcane. International Sugar Journal. Vol. XXII. 1920, p. 249.

„Quite recently a magnificent series of new canes, fully equal to any that have brought wealth in the past to the cane-growing countries of the tropics, have been discovered in the unexplored recesses of New Guinea, a place sufficiently remote to make it practically impossible that these could have been derived from India. We are driven then to conclude that the thick cane group, essentially different in so many respects from the indigenous Indian ones, has arisen from a separate centre, namely the mountainous islands of the Malay Archipelago and Polynesia. It is interesting to note that *Saccharum spontaneum* is recorded as indigenous in many of these islands as well as in India, so that we have still the possibility of the species being the ancestor of the thick canes. But it seems to the writer probable that, in the absence of connecting links, it is more reasonable to assume that the thick canes as a group arose rather from an allied species now lost in the wild state.”

Apart from other objections, which could perhaps be raised against the opinion, that the British-India varieties. *Chunnee* and *Ruckree* II should have been derived from *S. spontaneum*, such a derivation appears, cytologically considered, to be very improbable. The possibility of an origin of the thick sugarcane-varieties from *S. spontaneum* by means of mutation, can even be entirely excluded. If *Chunnee* and *Ruckree* had arisen by means of mutation from *S. spontaneum* this mutation must have been accompanied by a loss of about 20 chromosomes in the somatic cells. An origin of the thick tropical sugarcane-varieties from *S. spontaneum* would even require a loss of 32 chromosomes. Such a diminution of the number of chromosomes is unacceptable, especially in the case of *S. officinarum* whose numerous, habitually very different, forms all possess exactly 32 chromosomes less than *S. spontaneum*. One can imagine however, that daughter individuals possess a few chromosomes less than their parents as the consequence of small irregularities in the reduction-division of those parents. We have already considered the possibility of an origin of *Chunnee* and *Ruckree* from a species with 96 chromosomes in its somatic cells. ROSENBERG <sup>1)</sup> is of opinion, that the *Crepis*-species with 3 chromosomes may have arisen from those with 4 chromosomes, by an occasional fai-

<sup>1)</sup> O. ROSENBERG. Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. Arkiv för Botanik. k. Svenska Vetenskapsakademien. Band 15, N°. 11, 1918.

ling of two chromosomes in the PMC and EMC of the latter to pair, as a consequence of which 3 chromosome-pairs and 2 unpaired chromosomes would have been present in those mothercells. Because occasionally the two unpaired chromosomes could have travelled towards one pole, one of the daughternuclei would have obtained 5, the other 3 chromosomes. The result would have been the formation of pollen-grains and embryosacs with 3 and such with 5 chromosomes, besides the normal ones with 4 chromosomes. In case of fertilisation of an eggcell with 3 chromosomes by a spermnucleus with 3 chromosomes, a daughter-individual would arise, with 3 chromosomes in the haploid phase. In the case of *Crepis Reuteriana*, a species with 3 chromosomes, such irregularities often occur. He writes: „Solche Unregelmässigkeiten sind nun keineswegs eine Seltenheit bei *C. Reuteriana*. Von 60 in bezug auf Chromosomenzahl untersuchten Kernen waren fünfzehn 4-resp. 2-chromosomig, also etwa 30 % (25 % was probably meant). Auch unter den 4-chromosomigen Arten habe ich solche Unregelmässigkeiten, wenn auch selten, gefunden.”

Among the investigated forms of *S. spontaneum* small irregularities in the division were but exceptionally found. To explain the origin of *S. officinarum* or of *Chunnee* from *S. spontaneum* great irregularities in the reduction division of the last species would have to be imagined, leading to the obtention of very different chromosomenumbers by the gametes. Such irregularities would probably cause the sterility of a considerable part of the pollen-grains. *S. spontaneum* however is, in its numerous forms, according to BARBER also, a very fertile species, so that the occurrence of such large irregularities is not probable. Abstractedly it would not be impossible that gametes with a diminished chromosomenumber could be fertile in certain cases, so that they, be it but rarely, could give rise to individuals with a much smaller chromosome-number. To assume however, that they would acquire by such a loss or, simultaneously with it by some other cause, new properties, among which, in our case „the formation of sugar would be one of the most important, is highly improbable indeed. Moreover, different forms, so arisen, would doubtless possess very different chromosomenumbers, while *Chunnee* and *Ruckree* II have a similar or even equal chromosome number and *S. officinarum* in the case of 5 very different forms, possesses in the haploid phase a number of exactly 16 chromosomes less, than that of *S. spontaneum*.



We do not know from which forms the species *S. spontaneum*, *S. officinarum* and the British-India sugarcane-varieties have arisen. To me however, it appears probable that they owe their origin to species with a still higher chromosome-number.

It is true that STRASBURGER <sup>1)</sup> thought that a diminution of the chromosomenumber had taken place in the phylogenetic system from the Pteridophytes up to the latest embranchements of the Phanerogams, but he imagined, besides, that in certain genera of Phanerogamia an augmentation of the chromosome number had again occurred. STRASBURGER's opinion that the chromosome number should diminish while proceeding from the Pteridophytes upwards in the phylogenetic system, has not been confirmed. TISCHLER <sup>2)</sup> writes in connexion with his list of chromosome-numbers:

„Wenn wir jetzt die von uns zusammengestellte Liste der Chromosomenzahlen übersehen, so konstatieren wir auf den ersten Blick, dass sich allgemeine Gesetzmässigkeiten bisher nicht ableiten lassen. Freilich fällt es auf, dass gewisse Gruppen, wie die *Asco-* und *Basidiomyceten* durchweg Vertreter mit sehr geringen Chromosomenzahlen besitzen und dass auch den *Moosen* und den *Gymnospermen* im allgemeinen niedere Zahlen zukommen. Aber bei den *Algen*, *Pteridophyten* und *Angiospermen* haben wir neben wenig-chromosomigen auch oft „unmittelbar“ hoch chromosomige Species, und wo, wie bei *Ophioglossaceen*, *Equisetaceen* und *Lycopodiales* vorläufig nur Arten mit besonders viel Chromosomen bekannt geworden sind, da werden wir durch die äusserst geringe Anzahl der cytologisch studierten Species gewarnt, bis auf weiteres unsere Erfahrungen zu sehr zu verallgemeinern.“

He continues: „Also mit dem Anschneiden der grossen phylogenetischen Probleme auf der Basis der Chromosomenuntersuchungen ist es wohl noch zu früh. Wohl aber meine ich, dass wir auch jetzt schon die Chromosomenzahlen verwerten können, wenn wir die Gattungen oder gar die Species mit verschiedenen Zahlen ins Auge fassen.“

STRASBURGER's opinion, that in certain genera augmentation of the number of chromosomes could occur has more and more been accepted. One has even obtained forms with higher chromosomenumbers from such with lower ones. There is however, as yet, no consensus of

<sup>1)</sup> STRASBURGER. Chromosomenzahl. Flora 100. 1910, p. 425 and 438.

<sup>2)</sup> G. TISCHLER. Chromosomenzahl—Form und Individualität im Pflanzenreichen. Progressus Rei Botanical. Bd. V, p. 203 and 204. 1916.

opinion as to the way in which the higher chromosomenumbers arise from the lower ones.

The chromosomenumbers 40 for *S. officinarum*, about 46 for *Chunnee* and *Ruckree* II and 56 for *S. spontaneum* are particularly high ones. In the literature, but one case among Angiosperms, with a higher chromosomenumber than 56, is, as far as I am aware, known e. g. the number 72 for *Solanum nigrum gigas*, a plant obtained experimentally by WINKLER <sup>1)</sup>.

*Saccharum*-species with a smaller chromosomenumber than 40 are not yet known <sup>2)</sup>. It is however quite possible that such exist or, at least have existed, and it seems to me that we have to count with the possibility that our *Saccharum*-species with a high chromosomenumber may have arisen from others with a lower chromosomenumber. We shall refer to this later on.

It was found, during the investigation of the reduction-division of *Saccharum officinarum* that the reduction is often incomplete. In the prophase of the division of the PMC an indefinite number of chromosomes may fail to pair. As a consequence the nuclear plate contains unpaired chromosomes besides the gemini. The latter apparently split, usually, longitudinally, but the possibility of unsplit single chromosomes reaching one of the poles, is by no means excluded. As a consequence the daughternuclei and the nuclei of the pollengrains also, will often obtain a number of chromosomes exceeding the haploid number 40 of *S. officinarum*.

ROSENBERG <sup>3)</sup> could show such a thing in the case of species of the genus *Hieracium*; of *Hieracium aurantiacum* he writes:

„Da, wie oben gezeigt, etwa 36 Chromosomen in den somatischen Teilungen auftreten, und in der Meiosis ungepaarte Chromosomen in nicht geringer Zahl vorhanden sind, so ist es klar, dass nicht immer 18 Gemini gebildet werden, d. h. die Affinität zwischen gewissen Chromosomen fällt weg. Oder vielleicht ist es richtiger, dass zuerst eine

---

<sup>1)</sup> HANS WINKLER. Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichender Chromosomenzahl. Zschr. f. Botanik. Jahrgang 8. 1916, p. 441.

<sup>2)</sup> *Teboe hitam Rokan*, which has approximately 30 chromosomes in the haploid phase is probably a species-hybrid.

<sup>3)</sup> C. ROSENBERG. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium* p. 163.

Paarung während der Prophase stattgefunden hat, die aber später zurückgeht, so dass die Chromosomen schon während der Diakinese sich trennen und als ungepaarte Chromosomen in die Spindelfigur eingereiht werden."

Chromosomes behaving in a similar way were found by ROSENBERG in dividing EMC of *H. pilosella*, a species also containing 36 chromosomes in the somatic cells.

Hybrids between *H. excellens*, itself forming gametes with different chromosomenumbers and *H. aurantiacum* or *H. pilosella* showed very different chromosomenumbers, which shows that gametes with different chromosomenumbers formed by the parents are fertile. It is not known whether gametes of *Saccharum officinarum* with chromosomenumbers deviating from 40 can be fertile, in view of the fact however, that gametes of *Hieracium*-species with different chromosomenumbers can be fertile we have to count with this possibility in the case of *Saccharum officinarum* also.

During his investigation of the fitness of pollen of sugarcane, JESWIET found that the inflorescences of *Bandjermasin hitam* furnished but very little pollen; part of the anthers remained closed. Of the pollengrains 50 % contained starch and had a normal appearance; the other pollengrains had remained very small and often had retained the shape of the cells of the tetrads, and were empty.

In the case of *Ardjoeno* he found, on the contrary, that all anthers opened and liberated a large quantity of pollen, 80 à 90 % of which contained starch.

After selfing, *Ardjoeno* always gives a large progeny, *Bandjermasin hitam* a very small one. Investigation of the mikrosporogenesis of *Ardjoeno* reveals the presence of but little incomplete reduction, while such incomplete reduction is found almost exclusively in the case of *Bandjermasin hitam*. It is possible that this incomplete reduction in the case of *Bandjermasin hitam*, causes the origin of a great many pollengrains with combinations of chromosomes which cause the death of the gametophyte or impeach the fertility of the male generative nuclei, while this happens to a far less degree in the case of *Ardjoeno* with its usually much more regular reduction-division. In as much, very possibly other factors, causing pollensterility may exist, an investigation of a large number of sugarcane-kinds, extended over a number of years will be required before it will be possible to conclude, to the



existence or non-existence of a connexion between the mode of reduction and fertility, the more so, as the degree of fertility of the pollen differs in different years in the case of some kinds of sugarcane.

*Green German New Guinea* gives, upon selfing, a large number of aberrant types besides the normal ones, types with very short internodes. One could put the question whether these aberrant types are the product of unions between gametes with aberrant chromosome-number. This would require the investigation of a large number of plants of normal and abnormal habit. Many of these plants would certainly not flower and therefore would have to be discarded in the investigation, as an investigation of somatic nuclei gives no satisfactory results. Such an investigation would consequently require much time, while it would be doubtful whether the desired end could be reached.

It may happen, as an exception, in the case of *Saccharum officinarum* var. *Green German New Guinea* that almost all chromosomes fail to pair in the prophase of the reduction division. During diakinesis the chromosomes are then, generally, arranged two by two, often lying parallel to one another, but they are not united with one another. As a consequence they lie in the metaphase, approximately in diploid number, in the nuclear plate, and are subsequently, without having split longitudinally, distributed, according to chance, over the poles of the spindle; a very irregular tetrad-formation results.

A similar division-process was found by ROSENBERG in the PMC of *Hieracium laevigatum* and *H. lacerum*. These species have 27 chromosomes in the somatic cells. Here also it may happen that all chromosomes remain unpaired in the prophase of the division of the PMC. In the metaphase 27 chromosomes also are then found which, without fission, are distributed, according to chance, over the poles. The number of chromosomes at the two poles was sometimes approximately equal, sometimes very different. A second division did not always follow; frequently the diad-cells themselves were transformed to pollengrains. This kind of division has been named „halbheterotypische Teilung" by ROSENBERG. The abnormal division found by me in the case of *Saccharum officinarum* var. *Green German New Guinea* forms an analogon to this division, with the exception that in the prophase of the division of *G. G. N. G.*, the chromosomes are arranged in sets of two.

## CHAPTER IV

RESULTS OF A PRELIMINARY INVESTIGATION OF THE CYTOLOGY OF SOME  
HYBRIDS BETWEEN *SACCHARUM OFFICINARUM* AND *SACCHARUM*  
*SPONTANEUM*§ 1. *Some remarks about species-hybrids within the genus Saccharum  
especially about their fertility*

It has already been mentioned in the introduction that in the crossing of sugarcane at the Experiment-station of Pasoeroean different species have been used since many years. One has crossed varieties of *Saccharum officinarum* with *Chunnee*- and *Kassoer*-cane and as the hybrids, so obtained were, to a considerable part, fertile, it was possible to cross these with one another or back with *S. officinarum*. The result has been the obtention of a large number of individuals of a very complicated hybrid nature, many of which are still fertile to a considerable degree.

In 1916 JESWIET pronounced the opinion that *Kassoer*-cane might be a hybrid between the *Black Cheribon*-variety of *S. officinarum* and wild cane e. g. *S. spontaneum*. In the years 1918, 1919 and 1920 a great number of crosses have been executed by him between *S. officinarum* and *S. spontaneum*. The numerous individuals, obtained from these crosses are very similar to *Kassoer*, so that it is very probable that *Kassoer* has really arisen in this way. It can be said of these hybrid individuals, that plants, obtained from a cross of the same parents, show great similarity in habit, but are not identical, thus showing that the parents are heterozygous. In comparison with their parents they have an intermediate shape, but surpass them considerably in length; they luxuriate.

It results from an investigation of JESWIET that of a total of 102 of these hybrid individuals 99 were fully fertile, while 3 were pollensterile. All of the former produced much pollen, an average of 75 % of which was well developed, thus pointing to a high pollen-fertility. Individually the percentage of good pollen oscillated between 40 and 100 %. But, even of the individuals with but 40 % of good pollen, the fertility may still be pronounced to be satisfactory as the quantity of pollen produced is very large. To give an idea of the fertility of these hybrids

we may mention that from seed, obtained by selfing a single inflorescence of such a hybrid individual, 11000 healthy seedlings were obtained.

Hybrid individuals between *Saccharum officinarum* and *Chunnee* also are frequently quite fertile, but pollen-sterile individuals also are rather numerous while quite sterile ones are rare. Hybrid individuals from a cross of a particular kind of *Saccharum officinarum* with *Chunnee* showed greater diversity in habit than those between a particular kind of *Saccharum officinarum* with *S. spontaneum*. The cause is perhaps the more pronounced heterozygous nature of *Chunnee* as compared with *S. spontaneum*. In the literature, hybrids between species with different chromosomenumbers are but little known. It is usually very difficult to obtain such hybrids; and the number of hybrids obtained was always small, frequently no success whatever could be recorded. Usually such species hybrids are sterile, fertile ones are the exception.

In 1916 ERNST<sup>1)</sup> writes in the 13th thesis of the 9th Chapter of his book: „Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich”: „Kreuzungen zwischen Arten mit ungleicher Chromosomenzahl haben bis jetzt immer nur zur Bildung steriler Bastarde geführt”. This is however an exaggeration, for it was doubtless known to ERNST that fertile hybrids between species with different chromosomenumbers occur within the genus *Oenothera*. From the fact, that he wrote this, it follows however that such fertile species-hybrids are extremely rare. There is consequently a considerable difference in two respects between hybrids of species with different chromosomenumbers in the genus *Saccharum* and such hybrids in other genera e. g.

1°. such hybrids can be obtained easily and in large numbers within the genus *Saccharum* while their obtention is difficult within other genera, and, at the best, gives but few hybrid individuals.

2°. Within the genus *Saccharum*, a great part of these hybrids is fertile in both sexes, an other part is pollen-sterile, while quite sterile ones are very rare; in other genera such species-hybrids are usually sterile, while fertile ones, which moreover are usually but partly sterile, are rare.

---

<sup>1)</sup> A. ERNST. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Eine Hypothese zur experimentellen Vererbungs- und Abstammungslehre. Gustav Fischer. Jena, 1918, p. 365.



§ 2. *The cytology of some hybrid individuals of Saccharum officinarum* × *S. spontaneum*

I have made a preliminary investigation of the chromosome-number of 5 hybrid individuals from crosses of *S. officinarum* × *S. spontaneum* and of *Kassoer-cane*. I found the haploid number to be approximately 68 to 70. At first I tried to explain this number on the assumption, that about 28 sugarcane chromosomes conjugate in the prophase of the heterotype division with 28 glagah-chromosomes and that 12 sugarcane chromosomes and 28 glagah-chromosomes remain unpaired. This would cause 68 chromatine-elements to appear in the nuclear plates. It was soon found however, that the number of gemini in the diakinesis-nuclei is doubtless considerably larger than 28, although in diakinesis also, approximately 68 to 70 chromatine-elements are present. It even seemed probable that pretty nearly all chromatine-elements were bivalent. Fig. 88 shows a diakinesis-nucleus of a hybrid individual from the cross sugarcane *Striped Preanger* × glagah *Alas Troeno*. Although the whole nucleus lies in one section, I have drawn the upper- and the lower half apart. This offered the advantage, that the gemini lying at a low level, could be drawn entirely and were not covered by those of a higher level. Some chromatine-elements from the lower half are also reproduced in the upper half, but in contour only. This allows one to see how the upper half covers the lower one. In all 67 chromatine-elements are pictured. The nucleolus caused some difficulty because some chromosomes are adpressed to it, so that the total number of chromatine-elements could not with certainty be determined. Of about 50 the bivalent nature is apparent, of the others the bivalency is not entirely excluded, of part of them even very probable. Doubtless therefore the total number of chromosomes in this nucleus is larger than the sum of the haploid numbers of the parents. Nuclei, like the one here pictured, occurred very generally in the preparations of these hybrids. They give the impression of nuclei with bivalent chromosomes only. It may happen however, that the chromosomes of some pairs are not entirely adpressed, as a consequence of which unpaired chromosomes occur in the nuclear plate and in the anaphase just as we have seen this in the case of *S. officinarum*.

The number of unpaired chromosomes however is here not larger than in the case of *S. officinarum* and it is probable, that they occur

only as a consequence of incomplete pairing in the prophase. Counts of chromosomes in polar views of nuclear plates gave numbers close to 70. In the nuclear plate pictured (fig. 89) of an individual from the cross sugarcane *Bandjermasin hitam*  $\times$  *Glagah Kepandjen* 71 chromosomes were counted. In as much as the total number of preparations



Fig. 88.

Fig. 88. Pollenmothercell in diakinesis of a hybrid individual from the cross *Saccharum officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* (Individual G 106 = *Striped Preanger*  $\times$  *Glagah alas Troeno*  $\times$  2300).

was not yet very large a very few counts of anaphase only could as yet be executed. Fig. 90 pictures an anaphase in polar view of the hybrid individual G. 106 from the cross *Striped Preanger*  $\times$  *Glagah alas Troeno*.

In the upper group 61 chromosomes were visible; focussing lower down revealed the presence of 10 univalent chromosomes still lying on the aequator, while still lower adjustment made the lower group with 64 chromosomes appear. Probably some unpaired chromosomes had been drawn as a whole towards the lower pole; it is also possible that some chromosomes, belonging to the aequatorial group, were counted as members of the lower one.

The total number of chromosomes counted in this anaphase was 135; this would point to a haploid chromosome-number of 67 or 68 if the pairing had been complete. Fig. 91 shows an anaphase of the individual G. 107 from the same cross. In both anaphase-groups 64 chromosomes were counted, while 7 unpaired ones were found on the aequator. This points towards a diploid chromosome-number of about 135 and to a haploid number of approximately 68.

Fig. 92 gives an anaphase of *Kassoer*. In the uppergroup 61 chromosomes were counted; there were 12 in the aequator and 59 in the lower group, but the latter group had been touched by the knife.

It resulted from the corresponding arrangement of the chromosomes

in the two groups, that probably two chromosomes were no longer present; one of these was refound in the next section. In this anaphase

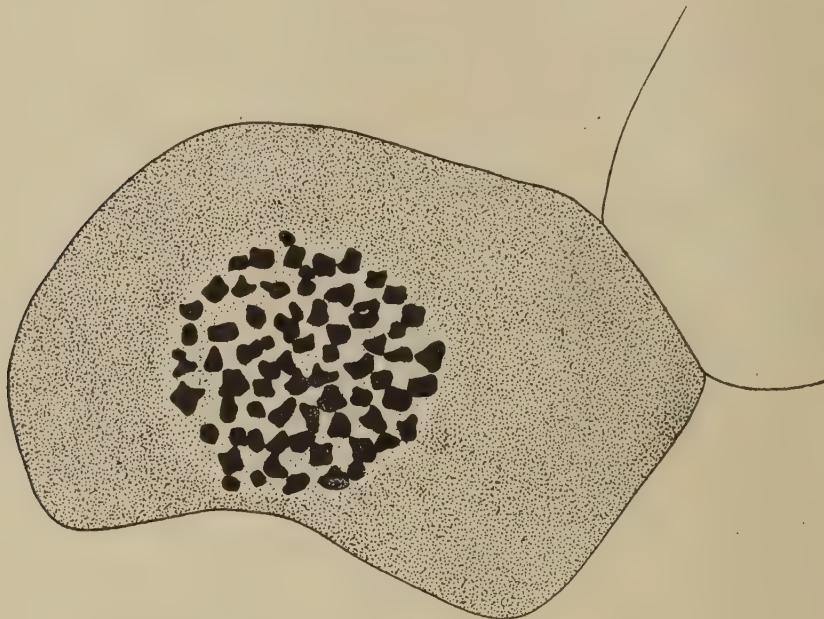


Fig. 89.

Fig. 89. Metaphase of the heterotype-division of an individual from the cross *Saccharum officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* (Individual from the sowing 485 H = *Bandjermasin hitam*  $\times$  *Glagah Kepondjen*)  $\times$  2300.

approximately 134 chromosomes had therefore been present and this points towards a haploid number of about 67. Some individuals obtained from *Kassoer* by selfing, showed a corresponding chromosome-number.

Resuming: one can say that the hybrid individuals obtained from

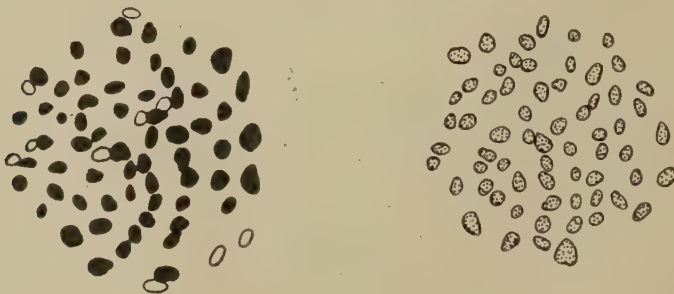


Fig. 90.

Fig. 90. Anaphase of the heterotype division of an individual from the cross *Saccharum officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* ♂ (individual G 106)  $\times$  1750.



the cross *S. officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* posses in their gonotokonts a number of bivalent chromosomes, which probably is a little inferior to 70.

From two species with unequal chromosomenumbers, one therefore

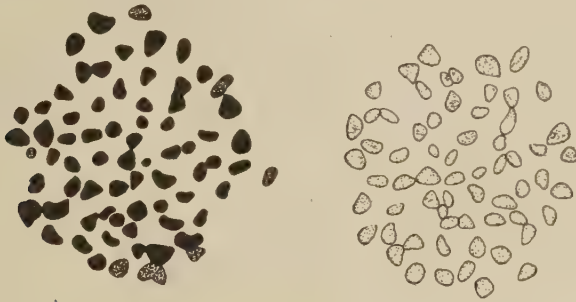


Fig. 91.

Fig. 91. Anaphase of the heterotype division of an individual from the cross *Saccharum officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* (individual G 107 = *Striped Preanger*  $\times$  *Glagah alas Troeno*)  $\times$  2300.

sees here arise forms with equal chromosomenumbers, and such which are higher than those of either of the parents.

One could imagine that some kind of process takes place in the zygote-nucleus of the hybrids, which causes the appearance of a new set of chromosomes surpassing in number the sum of the haploid numbers, which during fertilisation came together, after a loss of their individuality on the part of the two haploid sets.

It seems however to me very improbable that something of the kind should have taken place. No such cases are known to me from the litterature, while no other indications make such a thing probable.

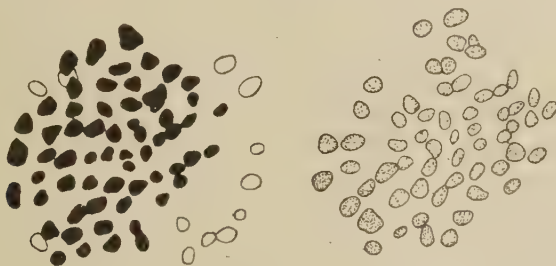


Fig. 92.

Fig. 92. Anaphase of the heterotype division of *Kassoer*  $\times$  2300

Another supposition is possible, which seems to me to be a probable one. If one fixes the haploid chromosomenumber of the hybrids at 68

— which probably is the right number — the diploid number would be 136. The sum of the haploid chromosomenumbers is 96, which differs by 40 from this diploid number, 40 being the exact haploid chromosomenumber of sugarcane. If our supposition that 68 is the haploid chromosomenumber, is right, a diploid number of sugarcane chromosomes should have met the haploid number of chromosomes of glagah. If we now keep in mind, that in the crosses sugarcane has always been the female and glagah the male plant, one can imagine two ways in which this can have occurred:

1°. The reduction division has not taken place in the EMC of *S. officinarum*, so that a diploid eggcell was formed which subsequently became fertilised by a haploid sperm-nucleus of *S. spontaneum*.

2°. In the EMC of *S. officinarum*, reduction division, giving a haploid eggcell, did take place. This eggcell was subsequently fertilised by a haploid spermnucleus of *S. spontaneum*; during fertilisation the *S. officinarum*-chromosomes have undergone longitudinal fission, while those of *S. spontaneum* remained unsplit. This gave a zygote with 136 chromosomes, which by normal division gave rise to an individual with 136 chromosomes in the somatic cells and 68 chromosomepairs in the gonotokonts.

The first supposition can at once be rejected. Individuals of one sowing differ greatly in the color of the stem. One encounters individuals with pale yellow or pale green stems, others have a pink stem, while others again have wine-red or dark magenta stems. The colours are as diverse as in a sowing of a cross of two sugarcane varieties. As *S. spontaneum* has always a pale green stem without any other colour, also after crosses between different *spontaneum*-types, the diversity of color in the cross *S. officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* ♂, has to be ascribed to segregation of factors of the sugarcane, which shows that the reduction division must have taken place in the EMC of that cane.

There is another reason still, why the first supposition must be discarded and this is the most important one. No indication of a non-occurrence of a reduction-division has ever been found in preparations of *S. officinarum*. The division-stages of the EMC observed always point towards reduction. As however an inflorescence contains many thousands of flowers, the possibility remains that an occasional EMC escapes the reduction division. The 5 individuals, selected for the investigation, which proved to possess the same chromosomenumbers were

normal individuals from different sowings. It is therefore highly improbable that all of these should behave, cytologically speaking, in another way than the other individuals of those sowings. One has to suppose therefore, that all or nearly all individuals of one cross will behave cytologically in a corresponding manner. As the seed of one inflorescence can produce many thousands of hybrid individuals, and the possibility, that in the case of thousands of EMC from one inflorescence, the reduction-division should have failed to occur, must be absolutely rejected, the only possible assumption is that the reduction-division did occur. Moreover a preliminary investigation of three varietal hybrids of *Saccharum officinarum* has always given 40 as the haploid number, and this is only possible in the case of normal reduction-division.

The measuring of nuclei of PMC in diakinesis gave in the case of the species-hybrids G 101 and G 107 the following results:

G 101	G 107
average radius of 20 nuclei	average radius of 25 nuclei
$r = 8.77 \mu$	$r = 8.7 \mu$
$r^3 = 674$	$r^3 = 658$

In the case of *S. officinarum*  $r^3 = 407$  was found, in that of *S. spontaneum*:  $r^3 = 539$ .

The proportion between the nuclei of *S. officinarum*, *S. spontaneum* and *S. officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* therefore is 41 : 54 : 67, while their chromosomenumbers are 40, 56 and (approximately) 68 respectively. One therefore sees, that in the hybrids the increase of chromosomenumber is accompanied by a pretty nearly proportionate increase of nuclear volume.

Besides hybrid individuals of *S. officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* such between *S. officinarum* and *Chunnee* were admitted to the preliminary investigation. These individuals were 181 POJ, 213 POJ and 920 POJ. It seemed to me, that their chromosomenumber was approximately 62 to 64. This would point to a diploid number of approximately 124 to 128. If one adds the diploid chromosomenumbers 80 of *S. officinarum* to the haploid chromosomenumber of *Chunnee*, which is approximately 46 to 48, one has exactly a diploid chromosomenumber of 126 to 128; reduction would then produce gametes with 63 to 64 chromosomes. We therefore have perfect agreement with the behaviour of the hybrids of *S. officinarum*  $\times$  *S. spontaneum*. One sees therefore, that I



get for these hybrids a chromosome-number very different from that which FRANCK found in the case of his hybrid individual 234 POJ, which, unfortunately, I could not investigate as it is no longer present in the collection of the experiment-station.

## CHAPTER V

### THE CYTOLOGY OF OTHER SPECIES-HYBRIDS IN CONNEXION WITH THOSE OF THE GENUS SACCHARUM

In the literature no cases are known in which hybrids with a larger chromosomenumber resulted from a cross, in the way which I suppose to have occurred in the species-hybrids within the genus *Saccharum* of which the preceeding chapter treated. ERNST gives in his book: „Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich” the following subdivision of hybrids:

Group 1 Hybrids, the diploid chromosomenumber of which is equal to the sum of the chromosomenumbers of the two gametes which fused.

- a. hybrids from gametes with equal chromosomenumbers: iso-diploid-hybrids;
- b. hybrids from gametes with unequal chromosomenumbers- heterodiploid hybrids.

Group 2 Hybrids, the chromosomenumber of which is equal to the sum of the diploid chromosomenumbers of the parents: tetraploid hybrids.

Hybrids with an isodiploid chromosomenumber usually possess in their haploid phase, a chromosome number equal to the haploid chromosomenumber of both parents. Usually unpaired chromosomes do not occur in the prophase of the division of the gonotokonts. Among these hybrids both fertile and sterile forms occur.

Among the hetero-diploid hybrids various cases occur:

1°. All chromosomes fail to pair in the gonotokonts. This case has been described by FRAU HAASE-BESSELL<sup>1)</sup> in the hybrids between *Digitalis purpurea* and *D. lutea* which respectively have 24 and 48 chromosomes in the haploid phase. These hybrids showed, during diakinesis,

<sup>1)</sup> GERTRUD HAASE-BESSELL. *Digitalis*-Studien I. Zschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. XVI. 1916.

72 univalent chromosomes in the PMC. The meiotic divisions were always entirely abnormal. No fertile pollen was ever formed. In the female line also, these hybrids were quite sterile.

2°. A varying number of chromosomes pair. Such a case was described by FARMER and DIGBY <sup>1)</sup> in the Fern hybrid: *Polypodium Schneideri*, the product of a cross between *P. aureum* with haploid approximately 34 chromosomes and, *P. vulgare* var. *elegantissimum* with approximately 90 chromosomes in the haploid phase. The diploid chromosomenumber of the hybrid was approximately 124.

The prophase of the reduction-division usually showed 95—105 chromatine-elements. The number of chromosomes which proceeded to pair was not constant; in no case all of the 34 chromosomes of the one parent-species paired with 34 chromosomes of the other parent-species, but rarely no pairing whatever took place. At the division of the spore-mothercells all kinds of irregularities occurred, but rarely tetrads were formed. The hybrid is sterile.

3°. All chromosomes of the one parent-species of the hybrid pair with part of the chromosomes of the other parent-species, while the rest of the chromosomes remain single. The first described, and most generally known example of this class, is the hybrid, described by ROSENBERG <sup>2)</sup>, between *Drosera longifolia* with haploid 20 chromosomes and *D. rotundifolia* with haploid 10 chromosomes. The hybrid, *D. obovata*, possesses 30 chromosomes in its somatic cells, while in the prophase of the division of the PMC 10 gemini and 10 single chromosomes occur. ROSENBERG deemed it probable that 10 chromosomes of *D. longifolia* had paired with all of the 10 chromosomes of *D. rotundifolia*, and that the 10 single chromosomes represented the rest of the *longifolia*-chromosomes. In the metaphase he found 10 gemini and 10 unpaired chromosomes, which clearly were half as large and were usually situated at the borders of the spindle, above or below the aequator. The chromosomes of the gemini moved regularly towards the poles, while the single chromosomes were distributed over the poles, according to chance, so that the two poles obtained a different number of them. Sometimes

---

<sup>1)</sup> J. B. FARMER and L. DIGBY. On the Cytological Features exhibited by certain Varietal and Hybrid Ferns. *Annals of Botany*. Vol. XXIV. 1910, p. 191.

<sup>2)</sup> O. ROSENBERG. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia*. *Kgl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*. Bd. 43. N°. 11. 1909.

dwarf nuclei were formed because not all chromosomes entered into the daughter nuclei. While the number of chromosomes in the two nuclear plates of the homotype division could be different, their total number was always the same e. g. 30, so that no chromosomes were dissolved. In the homotype-division the chromosomes split longitudinally. Some of them occasionally do not enter the tetrad-nuclei, in which case they form daughternuclei. Fertile pollen never developed. The hybrid was also sterile in the female line, it is true that embryo's were formed when the hybrid was crossed with *D. longifolia* but germinating seeds failed to make their appearance.

ROSENBERG <sup>1)</sup> also investigated many apogamous and facultatively apogamous *Hieracium*-species cytologically, as well as the *Hieracium*-hybrids, obtained artificially by OSTENFELD <sup>2)</sup>. He could show that diploid and tetraploid species were present in the subgenus *Pilosella* in which apospory occurs, and triploid and tetraploid forms in the subgenus *Archieriacium* in which oöapogamy occurs. ROSENBERG found 9 to be the basal chromosomenumber of *Hieracium*. Hybrids between diploid and tetraploid species, followed, in the division of the PMC, the *Drosera*-scheme.

ROSENBERG deems it probable that the species *Hieracium excellens* itself is a hybrid between species differing in chromosomenumber. The behaviour of the univalent chromosomes of *H. excellens* agrees quite with that of *Saccharum officinarum*. About it ROSENBERG says:

„In der Metaphase treten 18 Gemini und 6 ungepaarte Chromosomen auf. Hier liegt also, meiner Ansicht nach, ein neues Beispiel von einer nach dem *Drosera obovata*-Schema verlaufenden heterotypischen Teilung mit Gemini und ungepaarten Chromosomen vor, das wohl auf eine vorausgegangene Bastardierung hindeutet. Besonders deutlich zeigt sich dies in der Anaphase. Was am meisten auffällt, sind die paarig angeordneten, längs gespaltenen, kleineren Chromosomen im Äquator. Diese entsprechen ganz sicher den in der Metaphase auftretenden ungepaarten Chromosomen, die im Äquator eine Längsspaltung ausführen, welche normalerweise in dem nächsten Teilungsschritt folgen sollte

<sup>1)</sup> O. ROSENBERG. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk Bot. Tidskrift. Bd. 11. 1917, p. 145.

<sup>2)</sup> C. H. OSTENFELD. Further Studies on the Apogamy and Hybridization of the *Hieracia*. Zeitschrift für ind. Abst. und Vererbungslehre. Bd. III, 1910. p. 239.



und in den an den Polen angelangten Chromosomen gewöhnlich nur angedeutet ist.

Solche Gebilde sind sehr charakteristisch für meiotische Teilungen wo Gemini und ungepaarte Chromosomen gleichzeitig auftreten und die letzteren im Äquator zu liegen kommen. In *Drosera obovata* waren sie nicht so deutlich zu sehen, weil hier die ungepaarten Chromosomen meistens ausserhalb des Äquators, oft in der Nähe der Pole gelagert waren."

Cytological investigations of hybrids between species with different chromosomes are also known of *Oenothera*-species.

In this genus crosses have been made between species which possess in the diploid phase 14 chromosomes and the mutant *Oenothera gigas* with diploid 28 chromosomes, also between *O. lata* (diploid 15 chromosomes) and *O. gigas*.

A great many hybrids obtained from these crosses proved to be sterile. A comparatively small number of fertile hybrids was obtained. Of the crosses between *O. gigas* and the other *Oenothera*-species de VRIES <sup>1)</sup> writes: „Die Bastardirungen gelingen in der Regel schwierig und die Hybriden sind fast ausnahmslos, entweder durchaus, oder doch nahezu steril".

Hybrids between *O. Lamarckiana* and *O. gigas* and such between *O. lata* and *O. gigas* have, with very different results, been investigated cytologically.

GEERTS <sup>2)</sup> states that in the prophase of the reduction division of these hybrids 7 gemini and 7 single chromosomes occur. To the formation of the tetrad-nuclei generally chromosomes derived from the gemini only contribute, while the chromosomes which remained single in the heterotype division, form dwarfnuclei. In the case of an individual of the second generation of the cross *O. gigas* × *O. Lamarckiana* he found 14 chromosomes, pointing towards dissolution of the chromosomes which failed to pair in diakinesis.

Miss LUTZ <sup>3)</sup> however reaches other conclusions. Of 53 individuals of the second generation (49 of *O. lata* × *O. gigas* and 4 of *O. Lamarckiana*

<sup>1)</sup> HUGO DE VRIES. Gruppenweise Artbildung. Berlin, Borntraeger, 1913, p. 176.

<sup>2)</sup> J. M. GEERTS. Cytologische Untersuchungen einiger Bastarde von *Oenothera gigas*. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 29. 1911, p. 160.

<sup>3)</sup> ANNE M. LUTZ. Triploid Mutants in *Oenothera*. Biol. Cbl. XXXII. 1912.

$\times O. \text{gigas}$ ) she found very different chromosome numbers, which points to a different behaviour of the univalent chromosomes in this respect, that they sometimes are included in the tetrad-nuclei while at other times they are not.

Already in the first generation of the cross  $O. \text{lata} \times O. \text{gigas}$  she found among 52 individuals the following chromosome-numbers

number of chromosomes.	. . . 15	21	22	23	29	30
number of individuals.	. . . . 2	16	25	3	2	4

The chromosome-number 15 could, in her opinion, be explained by apogamous development of a non-reduced gamete, the numbers 29 and 30(?) by fertilisation of a non-reduced female gamete by a reduced male one.

Miss LUTZ consequently found that from the cross  $O. \text{lata} \times O. \text{gigas}$  hybrid individuals can arise, which possess a chromosomenumber exceeding that of the sum of the haploid chromosomenumber of the parents. This, she imagined, to be caused by the fertilisation of a diploid gamete of the one parent-species by a haploid one of the other in the formation of the individuals in question.

STOMPS <sup>1)</sup> could show the same in the case of individuals of the so called *Oenothera hybrida* Hero. These individuals have 21 chromosomes in their vegetative nuclei and arose from crosses of species with haploid 7 chromosomes. According to STOMPS <sup>2)</sup> these arose from the fusion of a normal gamete with one, which, in consequence of *gigas*-mutation, possessed a doubled chromosome-number.

Forms, containing during the division of the gonotokonts univalent chromosomes besides bivalent ones, have furthermore been found by TÄCKHOLM <sup>3)</sup> in the genus *Rosa*. Besides species, which during diakinesis possess 7, 14 and 21 chromosome-pairs, there are others, which besides 7 bivalent chromosomes, have 7, 14, 21 and 28 univalent ones, all of the later should be considered as hybrids between species with different chromosomenumbers. TÄCKHOLM found moreover, that in the case of roses, which reproduce themselves in an apogamic way,

<sup>1)</sup> TH. J. STOMPS, Die Entstehung von *Oenothera gigas*. Ber. D. Bot. Ges. Bd. 30. 1912.

<sup>2)</sup> TH. J. STOMPS. Ueber den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den *Oenotheren*. Biol. Cbl. 1916, p. 157.

<sup>3)</sup> G. TÄCKHOLM. On the Cytology of the Genus *Rosa*. A preliminary note. Svensk. Bot. Tidskr. 1920, p. 300.

the univalent chromosomes are retained in multiples of 7, while such is not the case in roses which multiply sexually.

The behaviour of the univalent chromosomes of *Rosa*, agrees in so far with that of those of *Saccharum* that here also, in the metaphase of the heterotype division, the univalent chromosomes lie at the circumference of the nuclear figure. The chromosomes of the gemini move normally towards the poles, the univalent ones frequently lag behind and move subsequently, after longitudinal *splitting*, towards the poles. Finally hetero-diploid hybrids in the genus *Triticum* have been investigated by BALLY<sup>1)</sup> and KIHARA<sup>2)</sup>. I shall not discuss the results of these investigations as there is no agreement whatever as to the number of chromosomes within the genus *Triticum*. R. OVERTON (1893) GOLINSKI (1893), M. KOERNICKE (1896) and BALLY (1912) give 8 as the haploid number of *Triticum vulgare*. In the case of *Triticum ovatum* (= *Aegilops ovata*). BALLY found haploid 16 chromosomes. SAKAMURA (1918), to the contrary, gave 21 as the haploid chromosomenumber of *Triticum vulgare*, 42 as the diploid number, while, according to him, other *Triticum* - species possess 14, 28, and 42 chromosomes in the diploid phase. KIHARA agrees entirely with SAKAMURA in respect to these chromosomenumbers.

We shall now proceed to those species-hybrids, which are tetraploid in the sporophyte and which arose from parents with equal diploid chromosomenumbers in the sporophyte.

Miss DIGBY<sup>3)</sup> investigated cytologically a species hybrid of the genus *Primula*, the so called *Primula kewensis*. This species hybrid turned out to possess twice as many chromosomes as the parents. According to Miss DIGBY this hybrid had arisen in the following way. In 1899 an aberrant form appeared in a sowing of *P. floribunda* as the result of a cross of *P. floribunda* with *P. verticillata*. This species-hybrid was intermediate between the parents and was named *P. kewensis*. In

<sup>1)</sup> W. BALLY. Die Godronschen Bastarde zwischen *Aegilops*- und *Triticum*-arten. Zschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. XX. 1919, p. 177.

<sup>2)</sup> H. KIHARA. Ueber Cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitteilung I. The Botanical Magazine. XXXIII. 1919, p. 17. Mitt. III. Ueber die Schwankungen der Chromosomenzahl bei den Species bastarden der *Triticum*-arten. The Bot. Magazine XXXV. 1921, p. 19.

<sup>3)</sup> L. DIGBY. The Cytology of *Primula Kewensis* and of other related *Primula* hybrids. Annals of Botany. Vol. XXVI, p. 357.



1900 the same hybrid was obtained in a larger number of specimens by crossing *P. floribunda* with *P. verticillata*. All flowers of this hybrid were mikrostyle and sterile, so that they could be multiplied asexually only. In 1905 a single makrostyle flower was found on such a plant, which was subsequently fertilised by pollen of a mikrostyle one. The sowing of the seeds so obtained, gave both mikrostyle and makrostyle plants which, after legitimate crossing, gave good seeds.

The sterile *Primula kewensis* arisen in 1899 and 1900 proved to be diploid and to contain, like its parents, 18 chromosomes in the vegetative and 9 in the generative phase. The fertile *P. kewensis* arisen in 1905 possesses 18 chromosomes in the generative and 36 in the vegetative phase e. g. is tetraploid. By selection but one other form e. g. *P. kewensis farinosa* has arisen from *P. kewensis*. By crossing *P. verticillata* with the pale flowered *P. floribunda*, both of which are diploid, subsequently tetraploid plants have been obtained of the habit of *P. kewensis farinosa*.

By crossing *P. verticillata* with *P. floribunda* Miss PELLEW and Miss DIGBY <sup>1)</sup> have twice still obtained a tetraploid specimen of *P. kewensis*. These specimens were fertile and remained constant, but they suppose that „parthenogenesis” occurs among *P. kewensis*. ERNST calls this „parthenogenesis”: „inducirte Apogamie”.

It was shown by an investigation of GREGORY <sup>2)</sup> that within *Primula sinensis* a diploid giant-race occurs but that besides, two tetraploid races exist of this species. One of these races arose in his own cultures. Of this he says:

„Two non-giant diploid plants were crossed together reciprocally. The  $F_1$  from one of these crosses gave a perfectly normal  $F_2$ , consisting of non-giant plants among which all the expected classes of offspring were represented in numbers closely approximating expectation. The  $F_1$  from the reciprocal cross gave no seeds in a cross with one of its parent races and gave only four plants as a result of self-fertilization. These four plants were giants, and from one of them the race has been bred.”

---

<sup>1)</sup> CAROLINE PELLEW and FLORENCE M. DURHAM. The genetic Behaviour of the Hybrid *Primula Kewensis* and its Allies. Journal of Genetics. Vol. V. 1915—1916, p. 159.

<sup>2)</sup> R. P. GREGORY. On the Genetics of Tetraploid Plants in *Primula sinensis*. Proceedings of the Royal Society B. Vol. 87. 1914, p. 485.

*Primula sinensis* has in the somatic cells 24 chromosomes, in the gametes 12; *Primula sinensis gigas* has in the somatic cells 48 and in the gametes 24 chromosomes. The tetraploid *Primula sinensis gigas* proved to be less fertile than the diploid *P. sinensis*, a sufficient number of good seeds, to keep this race alive, was however formed.

The tetraploid *Primula*-hybrids, which originated from diploid *Primula*-species, possess a normal reduction division, in the prophase gemini only and no unpaired chromosomes occur; they arose from parents with equal diploid chromosome numbers.

Compared with the tetraploid hybrids and with the hybrids between *Saccharum officinarum* and *S. spontaneum* hetero-diploid hybrids generally are less fertile. In the prophase of the division of the gonotokonts of the former, all or nearly all chromosomes proceed to a complete pairing. Among the hetero-diploid hybrids there is never question of a pairing of all chromosomes. Sometimes no gemini whatever are even formed by them, as in the case of the *Digitalis*-hybrids or a very limited gemini-formation only takes place, as in the case of *Polypodium Schneideri*. In such hybrids the division of the gonotokonts proceeds in an entirely irregular manner, the chromosomes are distributed without any regularity, merely according to chance, over the poles. No wonder therefore, that these hybrids are sterile.

Among hybrids, in which the division of the gonotokonts proceeds according to the *Drosera*-scheme, the unpaired chromosomes can behave very differently. In the case of *Drosera* and *Oenothera* they are distributed in the heterotype division, without any splitting, over the poles and may form dwarf-nuclei; in the homotype division, they split longitudinally and contribute sometimes to the formation of the tetrad-nuclei, while, in other cases, they form dwarf-nuclei and are thus eliminated; in the case of *Oenothera* they may fragment moreover into segments both in the anaphase of the heterotype and in that of the homotype division. Among *Hieracium* unpaired chromosomes may split already longitudinally in the heterotype division and this splitting may or may not be repeated in the homotype division. As a consequence these hybrids can form tetrad-nuclei with very different chromosome-numbers. It does not appear impossible to me, that this may result in combinations of chromosomes which exclude viability on the part of the gametophyte, as might happen in the case of the *Saccharum offi-*

*cinarum*-varieties among which in the prophase of the division of the PMC part of the chromosomes fail to enter into normal geminus-formation. The greater fertility of the tetraploid hybrids and the one of the *Saccharum*-hybrids mentioned above, would perhaps find its explanation in the fact, that among these hybrids complete or nearly complete chromosome-pairing takes places which causes a regular chromosome-distribution over the daughtercells.

Stress must be laid on the fact however, that isodiploid hybrids exist with complete chromosome-pairing in the gonotokonts, which are sterile all the same. Consequently many other causes of hybrid-sterility doubtless exist.

Of the hybrids between *Saccharum officinarum* and *S. spontaneum* it was supposed by me, that in the zygote, from which they arose, the chromosomes derived from *Saccharum officinarum* could have been doubled in number by splitting, resulting in a somatic chromosome-number of 136 in stead of the expected number 96.

No cases are known in the litterature of hybrids, thus augmenting their chromosomenumber, but there are indications in the litterature which consider the possibility of such an increase of the number of chromosomes.

It has been mentioned already, that it is now generally accepted, that forms with a higher chromosomenumber can arise from forms with a lower one.

One has even observed the origin of forms with a higher chromosome-number from forms with a lower one. By crossing, tetraploid *Primula*'s have arisen from diploid ones; by mutation, tetraploid and triploid *Oenothera*-forms from diploid *Oenothera*'s.

EL. and EM. MARCHAL have obtained experimentally tetraploid mosses from diploid ones and WINKLER <sup>1)</sup>, experimentally also, tetraploid forms from diploid *Solanum*-species.

One has moreover found, that the chromosomenumber of certain species of a genus frequently is a multiple of the chromosomenumber of other species of that genus. One has also observed that apogamous species, frequently, but not always, possess a higher chromosomenumber than the normally sexual species of that genus.

---

<sup>1)</sup> HANS WINKLER. Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zschr. f. Botanik VIII. 1916.



As to the way, in which higher chromosomenumbers, arise from lower ones, opinions differ greatly.

STRASBURGER <sup>2)</sup> was of opinion, that doubling of the number of chromosomes could take place by longitudinal fission of all chromosomes during a karyokinesis, in which the division is not completed, so that one tetraploid nucleus results in stead of two diploid daughternuclei. He was also of opinion, that possibly two daughternuclei resulted at first, but that these subsequently reunited. He deemed it probable, that it was the fertilised eggcell in which such a chromosome-increase should occur. As a second cause of the origin of chromosomenumbers, a multiple of other chromosomenumbers, STRASBURGER was of opinion that transverse division of chromosomes should be accepted. This would, simultaneously with the increase in number, cause a decrease in the size of the chromosomes themselves. Chromosome-increase by longitudinal fission should lead to the formation of nuclei of greater size, while in the case of increase of the number of chromosomes by transverse division the size of the nucleus would remain unchanged.

ROSENBERG <sup>3)</sup> says — in my opinion rightly, about the origin of *Hieracium*-species with a higher chromosomenumber from such with a lower number:

„Wo die Chromosomenzahl einer Art ein Vielfaches einer anderen derselben Gattung ist, wie in den oben angeführten Fällen, ist wohl eine Entstehungsweise durch Quersegmentierung von Chromosomen unwahrscheinlich”.

As to the origin of the tetraploid chromosomenumber of *Oenothera gigas*, GATES <sup>1)</sup> is of opinion that the increase must have taken place after fertilisation had occurred. This doubling would have taken place in the zygote by means of longitudinal fission of the chromosomes, not immediately followed by cell-division. STOMPS <sup>2)</sup>, to the contrary, is of opinion, that *Oenothera gigas* has arisen from the union of two gametes „both of which contain, as a consequence of mutation, a double number of chromosomes in their nuclei.”

<sup>2)</sup> E. STRASBURGER. Chromosomenzahl. Flora 100. 1910.

<sup>3)</sup> O. ROSENBERG. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium* Svensk Botanisk Tidskrift. Bd. 11. 1917, p. 196.

<sup>1)</sup> R. R. GATES. The Behaviour of the Chromosomes in *Oenothera lata* × *O. gigas*. Bot. Gazette 48. 1919, note, p. 196.

<sup>2)</sup> TH. J. STOMPS. Kerndeeling en Synapsis bij *Spinacia oleracea* L. Dissertatie 1910, p. 58.

NEMEC<sup>1)</sup> has found that, in the case of *Gagea lutea*, fertilisation of the eggcell can take place by means of two sperm-nuclei. According to him dispermatic or polyspermatic fertilisation could be the cause of an increase in chromosomenumber.

In the case of the hybrids between *S. officinarum* and *S. spontaneum* with an increased chromosomenumber, dispermatic fertilisation can not be the cause. Dispermatic fertilisation would here result in hybrids with a diploid chromosomenumber of 152 (e.g.  $40 + 2 \times 56$ ) and a haploid chromosomenumber of 76. Without any doubt the haploid chromosomenumber is lower than that in these hybrids. Haploid chromosome-numbers in the nuclear plate of the heterotype division, slightly higher than 70, can occur exclusively as a consequence of a failure on the part of some chromosomes to pair. The haploid chromosome-number of these hybrid individuals is doubtless a little lower than 70.

We have seen, that in the genus *Primula* hybridisation can cause an increase of the chromosomenumber. ERNST<sup>2)</sup> has offered the hypothesis, that hybridisation might be the cause of apogamy in the vegetable kingdom. He argues as follows:

„Die in den beiden vorstehenden Abschnitten besprochenen Tatsachen ergeben, dass ungefähr die Hälfte der bis jetzt als apogam befundenen Angiospermen im Vergleich zu den befruchtungsbedürftigen Verwandten eine Verdoppelung der Chromosomenzahl erfahren hat. Ähnliche Verdoppelungen oder noch weitergehende Erhöhungen der Chromosomenzahlen werden auch innerhalb der fertilen Arten von Gattungen, bei Varietäten derselben Art, bei Mutationen, und was für unsere Beweisführung besonders wichtig ist, bei experimentell erzeugten, fertilen Artbastarden gefunden.

Die Entstehung tetraploider, neuer Pflanzenformen aus Stammformen mit diploiden Sporophyten durch einmalige Verdoppelung der Chromosomenzahl ist also möglich. Sie kann bei der Entstehung apogamer Sippen aus befruchtungsbedürftigen Stammformen ebenso plötzlich wie bei den besprochenen *Primula*-Bastarden und den *Oenothera*-

---

<sup>1)</sup> B. NEMEC. Ueber die Befruchtung bei *Gagea*. III. Dispermatische Befruchtung und die Chromosomenzahl bei verwandten Arten und Varietäten. Bull. int. de l'acad. d. Sc. de Bohême. Bd. 17. 1912.

<sup>2)</sup> A. ERNST. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreiche p. 341.

mutationen eingetreten sein. Aus der Tatsache, dass einige Spezies mit erhöhter Chromosomenzahl apogam oder apospor sind, hat man bisher den Schluss gezogen, dass die Vereinigung der Apogamie mit tetraploider Chromosomenzahl auf dem Vorhandensein kausaler Beziehungen zwischen beiden Erscheinungen beruhe. Es müssten demnach ganz ähnliche Beziehungen auch zwischen Chromosomenverdoppelung und Bastardierung sowie zwischen Chromosomenverdoppelung und Mutation existieren. Einer solchen Annahme gegenüber erscheint es wohl zweckmässiger, die Erhöhung der Chromosomenzahl nicht als Ursache, sondern als Begleiterscheinung von Apogamie, Mutation und Bastardierung zu betrachten und die Frage zu prüfen, ob nicht in allen Fällen dieselbe oder ähnliche Ursachen dieselbe Folgeerscheinung auslösen."

In addition to the tetraploid hybrids, ERNST therefore will bring part of the apogamous plants to the group of hybrids with increased chromosomenumber. He moreover asks himself whether not, by the same or similar causes, increase of chromosomenumber has taken place among apogamous plants, tetraploid hybrids and mutants.

As to the *Saccharum*-hybrids mentioned above, it seemed to me that they must have originated from a fertilisation in which a diploid number of *Saccharum officinarum*-chromosomes met the haploid number of chromosomes of *S. spontaneum*. Consequently these hybrids would be triploid and, as they arose from gametes with different chromosome-numbers, I propose to call them, in accordance with ERNST's nomenclature: *hetero-triploid*. Triploid hybrids, obtained by crossing diploid species with different chromosomenumbers were, up to the present moment, unknown. On the other hand, triploid *Oenothera*-mutants and hybrids, from parents with equal diploid numbers are known. So far one was of opinion, that these *Oenothera*-hybrids and mutants had to have been arisen by the union of a diploid with a haploid gamete. In the case of our *Saccharum*-hybrids such a thing certainly did not happen. On the supposition, that really the same or similar causes have resulted in the chromosome-increase of these *Oenothera*-mutants and of the *Saccharum*-hybrids, a supposition which is not certain, one now could imagine that the triploid *Oenothera*-mutants also have arisen from a union of haploid mutated gametes.

ERNST deems doubling of the chromosome-number possible, both as a consequence of a union of diploid gametes and as a consequence



of doubling of the chromosomes in the fertilised eggcell. He writes <sup>1)</sup>:

„Nichts scheint nun näher zu liegen, als den Anstoss für die Abnormalität der Keimkernbildung und- teilung gegeben zu sehen im heterogenen Charakter der zur Vereinigung kommenden Gametenkerne. Vorgänge der Bastardierung sind in der Ascendenz der fertilen tetraploiden *P. kewensis* erwiesen, für *Primula sinensis gigas* und *Oenothera Lam. gigas* nicht ausgeschlossen und für die apogamen Pflanzen durch unsere Arbeitshypothese angenommen. Wir wissen, dass bei vielen sterilen oder fast sterilen Bastarden die Embryobildung in zahlreichen Embryosäcken beginnt, auf den verschiedensten Stadien des Verlaufes unregelmässig wird und eingestellt werden kann. Solche Unregelmässigkeiten des Entwicklungsverlaufes, die man sich, wie schon ausgeführt worden ist, als Folge einer gewissen Disharmonie in den vereinigten verschiedenartigen Chromosomensätzen und ihrer Entwicklungstendenzen vorstellen kann, können nun schon bei den Vorbereitungen zur ersten Teilung der Keimzelle eintreten. Ein erster Entwicklungsanstoss führt zur Teilung des Zygotenkerns, vielleicht mit verlangsamten Verlauf. Der Kernteilung folgt wegen gestörter Kernplasmarelation keine Zellteilung, sondern wieder eine Kernvereinigung nach. Hierauf wird die Keimbildung mit verdoppelter Chromosomenzahl der Kerne durchgeführt. Es ist denkbar, dass durch die Herstellung des doppelten Chromosomensatzes einer jeden der an der Heterozygotenbildung beteiligten Arten die vegetative Entwicklung des Bastards erleichtert wird. Für diese Annahme, dass Verdoppelung der Chromosomenzahl sich für die Entwicklung eines Bastardes als vorteilhaft erweist, scheint wenigstens das Verhalten von *P. kewensis* zu sprechen, welche mit diploider Chromosomenzahl steril bleibt, nach Verdoppelung derselben dagegen fertil geworden ist. So schafft also offenbar die Chromosomenvermehrung erleichterte Bedingungen, in den einen Fällen für Fertilität, in den anderen für Apogamie von Bastarden.“

In the case of the triploid *Saccharum*-hybrids one has to imagine the chromosome-increase in the zygote to occur in a somewhat other way, however, than ERNST does in the case of tetraploid hybrids. One could imagine, that during the fertilisation of *S. officinarum* by *S. spontaneum*, the fertilising spermnucleus stimulates the female nuclear substance to a longitudinal fission of its chromosomes. It is certainly re-

<sup>1)</sup> A. ERNST. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich, p. 341.

markable that here also, the increase of the chromosomenumber seems to have a favorable effect on the development of the hybrid individuals. From the cross *S. officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* hybrids arise, which, with very few exceptions, are, as far as male fertility is concerned, considerably more fertile than the *S. officinarum*-individual used in the cross.

The *S. officinarum*-individuals, used for crossing, were either entirely sterile in the male line or gave but a very small quantity of pollen, a small percentage only of which, more over, was normally developed. The low fertility of these sugarcane-varieties is also shown by the fact, that where they were used as motherplants in the crosses, self-fertilisation almost never occurs, so that castration is superfluous.

WINGE <sup>1)</sup> has pointed out, that, in as much as among *Musa sapientium* races occur, which possess 8, 16 and 24 chromosomes in the haploid phase, the chromosomenumber 24 cannot have arisen by doubling from races with a lower chromosomenumber. The number 16 can have arisen by doubling of the number 8, doubling of 16 however would give 32 and not 24. TISCHLER <sup>2)</sup> deems it possible, that a race with the haploid chromosomenumber 24 may have arisen by dispermatic fertilisation from a race with 16 chromosomes in the haploid phase. Dispermatic fertilisation would give a race with 48 as the diploid number of chromosomes and, after reduction, gametes with 24 chromosomes would be formed. WINGE, to the contrary, thinks that in a race, arisen by dispermatic fertilisation, normal reduction division would frequently fail to occur.

It is true, that it is hard to imagine anything else, than that at the division of the gonotokonts of individuals arisen by dispermatic fertilisation, one set of chromosomes would remain unpaired, as in the case of the heterodiploid hybrids.

WINGE thinks it possible that doubling of the chromosomenumber should give rise to plants of larger size, but these would, in other respects, differ but little from the plants from which they originated. As plant-forms with higher chromosomenumbers differ however in many characters from related forms with lower numbers, he deems their

---

<sup>1)</sup> O. WINGE. The Chromosomes. Their numbers and general Importance. C. R. des Travaux du Laboratoire de Carlsberg. 13me Vol. 1917.

<sup>2)</sup> G. TISCHLER. Chromosomenzahl, — Form und — Individualität im Pflanzenreiche. Progressus Rei Botanicae. 1916, p. 227.

origin out of the latter, by mere doubling of chromosomes, impossible.

He therefore tries to explain the origin of series of chromosomenumbers, such as 8, 16 and 24 in the case of *Musa* and 9, 18, 27, 36 and 45 in the case of *Chrysanthemum* in another way, to wit: by crossing.

Chromosomes are very frequently inclined to arrange themselves in pairs in the somatic cells already, but this tendency shows itself especially in the gonotokonts, in which the two chromosomes of a pair are usually closely united. If two gametes, which pair during fertilisation, have much in common, as in the case of gametes of closely related parents, the corresponding male and female chromosomes will form gemini in the gonotokonts. In such a case WINGE speaks of *philozygosis*.

When the parents are less closely related, it may happen, that there is *pathozygosis* e. g. that a direct pairing of chromosomes is impossible but that pairing can take place in an indirect way. In cases of *misozygosis* the formation of a zygote, in which male and female chromosomes occur harmoniously, is no longer possible.

In cases of pathozygosis, WINGE imagines chromosome-pairing possible by means a previous splitting of all the chromosomes in the zygote and the subsequent pairing of the fission-products of each chromosome. This process he calls „indirect chromosome union” in contradistinction to the direct chromosome-union which takes place when each chromosome of the one parent at once finds a partner in one of the other parent in the zygote. Direct chromosome union therefore is not accompanied by a doubling of the chromosomenumber, indirect chromosome union is.

WINGE supposes, that in cases of indirect chromosome-union in the zygote, normally sexual, as well as apogamous, plants can arise from it. In the case of normally sexual plants, gametes with the haploid chromosomenumbers of both parents would be formed after reduction.

A cross of two species, A and B, each with 9 chromosomes in their gametes would give a primary zygote with  $9a + 9b$  chromosomes; after splitting of these chromosomes the zygote, as well as the somatic cells of the daughter-individual arisen from it, would contain  $2 \times 9a + 2 \times 9b$  chromosomes. The reduction-division would subsequently give gametes with  $9a + 9b$  chromosomes, so that the haploid chromosome-number of this daughter individual would be 18. A cross of this individual with a species C, also with 9 chromosomes in the gametophyte, would give a primary zygote with  $9a + 9b + 9c$  chromosomes; after



splitting of these chromosomes  $2 \times 9a + 2 \times 9b + 2 \times 9c$  chromosomes would occur in the new individual. The reduction division would subsequently give rise to gametes with 27 chromosomes. If it should be proved by crossing-experiments, that new forms can indeed arise in the way imagined by WINGE, one could imagine that *S. officinarum* had arisen from a cross between forms possessing respectively 8 and 32 chromosomes or of such with 16 and 24 chromosomes in the haploid phase, on the supposition that 8 is the basal chromosomenumber of the genus *Saccharum*. The parents of *S. spontaneum* could then have had 8 and 48, 16 and 40 or 24 and 32 chromosomes.

In as much as the hybrids between *S. officinarum* and *S. spontaneum* are most probably triploid, and are arisen from haploid gametes, one has to imagine some kind of indirect chromosome-union to occur in the case of these hybrids also. As, in this case, fission of *Saccharum officinarum*-chromosomes only, has probably taken place and the *S. spontaneum*-chromosomes took part in the unsplit condition in the pairing, the latter must take place in another way than WINGE imagined in the case of tetraploid hybrids.

In the case of these *Saccharum*-hybrids one can imagine three different ways of pairing:

1°. an arbitrary, but even, number of *S. officinarum*-chromosomes pairs with an equal number of *S. spontaneum*-chromosomes; the remaining *S. officinarum*-chromosomes pair with one another, as do the remaining *S. spontaneum*-chromosomes.

2°. all *S. officinarum*-chromosomes pair with one another, as do all the *S. spontaneum*-chromosomes.

3°. 28 chromosomes of the one set of 40 *S. officinarum*-chromosomes pair with 28 *S. spontaneum*-chromosomes, 28 chromosomes of the second set of 40 chromosomes pair with the 28 remaining chromosomes of *S. spontaneum*. The 12 *S. officinarum*-chromosomes, forming the rest of the first set, subsequently pair with the 12 corresponding chromosomes left over from the second set.

As the chromosomes of *S. officinarum* and *S. spontaneum* are almost of the same size, it will be impossible to settle microscopically which of the 3 possibilities has been realised. Still the last supposition appears to me to be the most probable one, because I cannot imagine why unsplit *S. spontaneum*-chromosomes should pair with unsplit chromosomes of the same set.

If an investigation of a much larger number of these hybrid individuals, should show, that the haploid chromosomenumber is really 68 and, moreover, that *Saccharum*-hybrids with other chromosome-numbers behave in a corresponding way — which so far seems highly probable — the splitting of the chromosomes in the zygote will be proved. This will, of course, sustain WINGE's theory to a great extent. It can now already be said, that the haploid chromosomenumber approaches the theoretical number 68 so closely, that the triploid nature of these hybrids is highly probable.

In crosses of *S. officinarum* with *S. spontaneum* the former species has always been used as the mother. Whether the reciprocal cross is possible, we do not know. Evidently such a cross will meet difficulties, because the pollen of *S. spontaneum* is much more fertile than that of *S. officinarum*. Castration has consequently certainly to be applied. In case this cross should succeed, it will be interesting to determine the chromosomenumber of these hybrid individuals.

One would be able to conclude from this chromosomenumber whether, here also, the *S. officinarum*-chromosomes split longitudinally, or whether all chromosomes do so, while one could imagine a third possibility e. g. that the *S. spontaneum*-chromosomes undergo fission. If an other number of chromosomes than in the reciprocal cross appeared, one could moreover determine whether this was accompanied by another habit of the hybrid individuals. The interesting behaviour of hybrids between *S. officinarum* and *S. spontaneum* makes an extended investigation of these hybrids highly desirable. It is of course possible, that some of these hybrid individuals will behave cytologically in another way. Of many forms of the genus *Saccharum* the chromosome-number is, so far, unknown and the possibility is of course not excluded that hybrids of these forms will prove to be diploid or tetraploid.

Hybrids within the genus *Saccharum* will probably allow us to settle whether the opinion of ERNST and WINGE, that forms with a higher chromosomenumber can arise by crossing from forms with a lower number, is well-founded.

---

# GENETICAL RESEARCH WITH MAIZE <sup>1)</sup>

by E. W. LINDSTROM

Iowa State College

INTRODUCTION.

DESCRIPTION AND INHERITANCE OF GENETIC CHARACTERS.

EAR CHARACTERS.

ENDOSPERM CHARACTERS.

PLANT CHARACTERS.

CHLOROPHYLL CHARACTERS.

ANTHOCYANIC OR PLANT COLOR CHARACTERS.

VARIATION AND MUTATION.

LINKAGE GROUPS OF MAIZE.

RELATIVE FREQUENCY OF CROSSING OVER IN MICROSPOROGENESIS AND  
IN MEGASPOROGENESIS.

EFFECTS OF INBREEDING IN MAIZE.

ALPHABETICAL LIST OF GENETIC FACTORS IN MAIZE.

BIBLIOGRAPHY.

Genetical experimentation among plants has revealed no more fertile source of material than the corn or maize plant (*Zea mays*). There are two fundamental reasons for this. First, there is a surprisingly large number of characteristics already available, either among the commercial varieties or among the types grown by the American Indians. These include the many heritable variations in morphological structure, in anthocyanic pigments, in chlorophyll types, in ear, seed coat, and endosperm characters.

---

<sup>1)</sup> Paper No. 2. Department of Genetics, Iowa State College, Ames, Iowa. Published with the approval of the Director of the Station.

This summary of the recent genetical work on maize was prepared at the request of Dr. J. P. Lotsy when he was in the United States in 1922.



A second reason for the high variability in this species arises from the fact that maize is naturally cross-pollinated (both by wind and to a less extent by insects). This permits any recessive characters or mutants (and the latter do occur) to persist for an indefinite period of time despite their usual, defective nature. Accordingly when inbreeding is commenced they appear in surprising numbers furnishing excellent material for genetic study.

The monoecious nature of maize renders artificial self- or cross-pollination relatively simple. A single pollination at the proper time produces from 200 to 900 seeds on the ear. Often the plant bears two ears one of which may be selfed and the other crossed. The maize plant has practically no serious pests or enemies, and is easily grown to maturity.

Against these advantages there is perhaps one disadvantage from the genetical standpoint. The chromosome number is twenty. For linkage studies ten pairs of chromosomes provide a cumbersome basis for such work. However, the chromosome mechanism seems to be remarkably stable, a distinct contrast to the *Oenothera* situation.

There is another possible disadvantage from an evolutionary viewpoint. Maize is really the only true species in its genus, a fact which limits the field somewhat. However, the successful generic cross of *Zea mays* x *Euchlaena mexicana* (teosinte) provides an excellent lever for determining new principles of inheritance.

The economic importance of the corn crop in the United States has stimulated an enormous amount of plant breeding experimentation. This has provided a constant source of genetic problems. A fundamental and satisfactory solution of practical corn breeding has not yet been derived however. With a naturally self-fertilized crop, pedigree selection is satisfactory, but not so with a naturally cross-fertilized crop like maize. The ever present problem of inbreeding has prevented real success.

A vast amount of genetic research with maize has resulted in the isolation of nearly one hundred allelomorphous pairs of characters. The mode of inheritance of most of these is definitely known. Linkage studies are gradually placing these characters in groups. Already eight groups of linked factors are known. The knowledge that has been gained by this genetic analysis in maize is affording some very critical evidence of the problem of inbreeding.

## DESCRIPTION AND INHERITANCE OF GENETIC CHARACTERS.

*Ear characters.*

*Pod or tunicate.* This is the one outstanding type (or sub-species) of maize that is dominant in inheritance to the ordinary or commercial maize that is termed normal. In pod corn the individual grains on the ear are covered entirely by the glumes, producing a very peculiar ear. The staminate inflorescence (tassel) is also characterized by extraordinarily large and thick glumes. Otherwise the plant resembles the normal.

Strangely enough the homozygous dominant condition (*Tu Tu*) is almost lethal as far as reproduction is concerned. Such a plant attains maturity, but the pistillate inflorescence consists of practically nothing but large, thick glumes. Practically no pollen is produced. Well-developed ears of pod-corn are always heterozygous (*Tu tu*). When seed of a self-pollinated ear like this, is planted the progeny consists of podded and normal plants in 3:1 proportion. Approximately twenty five per cent of the progeny do not set seed and these are the homozygous pod type.

*Ramosa ear.* This recessive type of maize is strikingly different from the normal. The ear is profusely branched, normal seeds being borne on the branches. These branches extend throughout the entire length of the main axis of the ear. Ramosa ear is not to be confused with the occasional branching that occurs at the base of an abnormal ear of corn. The staminate inflorescence is distinctly characteristic. Whereas in normal corn, the tassel has a long unbranched, terminal spike above the side branches, in ramosa corn the lateral, tassel branches grow up the main axis in the form of a spruce tree even to the very tip.

While there are various secondary modifying factors affecting the degree of branching of the ear, the ramosa type exhibits a distinct and remarkably constant genetic behaviour. It is a simple recessive character in inheritance. The factor symbol is *ra*.

*Pericarp and cob colors.* In general red seed coat (pericarp) color is dominant in inheritance to white or colorless pericarp. The same is true of red and white cob. There are several types of red pericarp color however. One shows complete dominance and another incomplete.

Pericarp and cob colors cannot however be classed as simple in their hereditary behaviour. There is a peculiar relationship that exists between them. This situation can either be interpreted in terms of com-

plete linkage or of multiple allelomorphs. At present the latter explanation appears to offer the simplest solution.<sup>1)</sup>

A list of the more common pericarp and cob colors follows:—

<i>Pericarp</i>	<i>Cob</i>	<i>Genetic symbols</i>
Red	Red	$A P^{rr}$
Orange	"	$A P^{or}$
White	"	$A P^{wr}$
Orange	White	$A P^{ow}$
Red (white capped)	"	$A P^{cw}$
Variegated (red)	Variegated	$A P^{vv}$
White	White	$A p$

In the above arrangement  $A$  merely indicates that a general anthocyanin factor must be present for the red series. When  $aa$  is present in this same arrangement brown color replaces the red in both pericarp and cob. This  $Aa$  factor pair is the same general factor pair that is fundamental in aleurone and plant color as will be seen later.

Any one of the seven color combinations noted above is inherited as a simple allelomorph to any other. For example red-red (red pericarp-red cob) crossed with white-white, produces red-red ears in  $F_1$ , and in  $F_2$  3 red-red to 1 white-white. Red-white (white capped red pericarp-white cob)  $\times$  white-red gives in  $F_1$  red-red and in  $F_2$ , 1 red-white: 2 red-red: 1 white-red. Likewise red-white  $\times$  white-white, shows in  $F_2$  approximately 3 red-white: 1 white-white. The variegated (each grain striped red and white) type is a simple recessive to red-red, and dominant to white-white.

*Number of rows.* — In normal maize there are two general situations with respect to the arrangement of the grains on the ear. By far the greater majority of commercial varieties of maize are characterized by a regular arrangement of the kernels in paired rows from butt to tip. In only one commercial variety (Country Gentleman sweet corn) is there a different arrangement. Here the grains are conspicuous by their irregular distribution on the ear.

<sup>1)</sup> This situation has been developed by Dr. R. A. Emerson of Cornell University and Dr. E. G. Anderson, but the results have not yet been published in detail. Dr. Emerson has referred to the situation in several papers (1917 and 1920), and the material is now in manuscript form (Anderson 1923).



The reason for these two distinct types of ears seems to lie in the nature of the pistillate flower. The normal ear of corn consists of a series of paired spikelets borne along the full length of the cob. Each spikelet holds two flowers. In the ears with a regular, paired distribution of grains, only one flower in each spikelet develops. The other aborts. The irregular distribution is thought to occur by the development and growth of both flowers in the spikelet. This causes a pronounced crowding of the grains which destroys the regularity of the ear. Such ears are characterized by long, slender grains tightly wedged against one another.

Despite considerable variation, commercial varieties of corn exhibit a typical number of rows. The larger dent varieties average 16 to 18 rows with a range from 8 to 28 rows. The flint corns are characteristically 8- or 12- rowed with less variability. Among the sweet corn varieties there are 8-, 12- and 16- rowed modal types. The greater variability is shown by varieties with the larger number of rows.

The inheritance of row number is not satisfactorily solved in detail. The experiments on crossing varieties with different numbers of rows have shown that in general the inheritance is analogous to that of other quantitative characters. (Emerson and East 1913).

### *Endosperm Characters.*

Maize is rich in endosperm characters. Not only do the different tissues of the endosperm exhibit various colors, but they show also marked types of physical texture of the endosperm. The inheritance of such characters has been placed on a stable basis, one that both corresponds to and verifies the cytological mechanism that produces the endosperm tissue. The phenomenon of xenia is very common in maize.

The endosperm of maize is a peculiar structure. It is neither gametophytic nor sporophytic tissue. It is the result of a triple fusion of nuclei in the embryo sac, two nuclei from the female gametophyte and one from the male gametophyte. From the chromosome standpoint it is in the  $3n$  condition. This situation provides a splendid opportunity for determining whether or not two doses of a factor (from the female) may overbalance one dose of the male. Evidence on this is presented later.

In order to understand and appreciate the genetics of endosperm characters in maize the structure of a corn grain must be familiar. The following diagram is intended for that purpose.

In this diagram the pericarp (seed-coat) which surrounds the grain consists of several layers of cells. In the dry, mature grain these cells

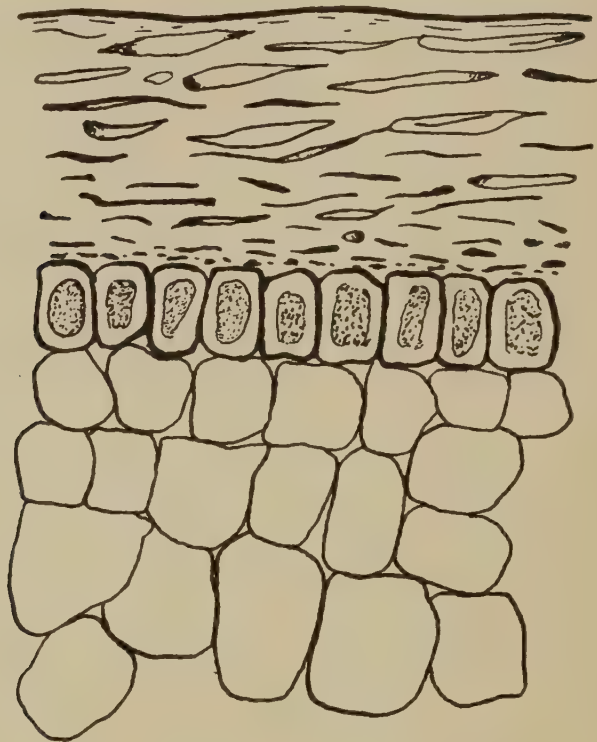


Fig. 1. Diagram of the cross-section of a grain of maize.

are somewhat disintegrated. It is to be emphasized that this epidermal tissue is of maternal origin. It is not endosperm tissue. These cells carry the red or colorless pericarp color mentioned previously. Because this tissue is maternal *all* the grains on the ear are either red, brown, or colorless.

The true endosperm begins with the aleurone cells, a single, distinct layer of cells below the pericarp (and the remains of the nucellus). The aleurone layer may be considered as the epidermis of the endosperm tissue. It carries the purple or red color. The endosperm starch cells carry the yellow or colorless white condition.

*Aleurone color.* — The inheritance of the anthocyanin pigment in the aleurone layer is dependant on five basic factors, (East 1912; Emerson 1918). For the development of any color whatsoever, the three dominant factors *A*, *C* and *R* must be present. For red color factor *pr* is essential, while for purple color *Pr* is necessary. The fifth pair of aleurone

factors is the *Ii* pair, the dominant factor *I* being an inhibitor that suppresses all color no matter if all the dominant color factors are present.

The genetic formulae for aleurone color can be expressed as follows:

Purple	—	<i>AA CC RR PrPr ii</i>
Red	—	<i>AA CC RR prpr ii</i>
Colorless	—	<i>AA CC RR PrPr II</i>
„	—	<i>AA CC rr PrPr ii</i>
„	—	<i>AA cc RR PrPr ii</i>
„	—	<i>aa CC RR PrPr ii</i>
„	—	any other combination of <i>Aa, Cc, Rr, Pr, pr</i> , and <i>Ii</i> .

For example any of the following genotypes when selfed give 3 : 1 ratios of colored : colorless grains, *Aa CC RR* (*Pr Pr* or *pr pr*), *AA Cc RR*, or *AA CC Rr*. Ratios of 9 colored to 7 colorless obtain when *Aa Cc RR*, *AA Cc Rr*, or *Aa CC Rr* are selfed. When a plant that is heterozygous for all three fundamental factors *Aa Cc Rr* is selfed the progeny consists of 27 colored : 37 colorless grains. The colored grains are purple or red according to the presence of *Pr* or *pr*. (Emerson 1918).

The presence of the inhibiting factor in a heterozygous condition produces many peculiar ratios. The actual reality of the different colorless aleurone genotypes (*A C r*, *A c R*, *a C R*, etc.), has been proven by extensive tests. Crossing of two pure white varieties gives purple aleurone color under certain and predictable circumstances.

In addition to the five factor pairs noted above there are at least six others that exert secondary effects, such as mottling, intensification, stippling, blotching, and other pattern effects. An interesting phenomenon is shown by the *Rr* factor pair. When *RR* is pollinated by *rr♂* the aleurone color is fully developed if the other necessary factors are present. However when *R* comes in from the pollen (*rr♀* × *RR♂*), giving an endosperm nucleus of *rrR*, it seems that this single dose of *R* is not capable of developing full color but instead a mottled or partial development of color is produced.

*Endosperm color.* — Belonging to the endosperm proper (not including the aleurone layer) is another series of colors. These are the yellows and white, a system that is entirely independent of the aleurone colors. That is yellow endosperm color may or may not be covered by purple aleurone color.

There is one fundamental or common factor pair (*Yy*) controlling



the development of endosperm color, yellow color being dominant to white or colorless (East and Hayes 1911). In this case however the dominance is incomplete, being modified by the number of doses of the yellow factor.

The endosperm tissue, being the result of a triple fusion (two ♀ nuclei and one ♂ nucleus), offers an interesting example of the cumulative effect of genetic factors. The following are the possible combinations afforded by such a triple fusion: —

Y	Y	Y	—	dark yellow
Y	Y	y	—	yellow
y	y	Y	—	light yellow
y	y	y	—	white

Reciprocal crosses of yellow and white maize give slightly different shades of yellow for this reason.

In addition to this simple  $Yy$  factor pair there are others controlling endosperm color. Ratios of 15 yellow (variable shades) to 1 white are known, and 63 : 1 ratios have been reported. Rare cases of a dominant white endosperm have also been found (White 1917).

The texture of the maize endosperm is a source of much genetic variability. Most of the commercial varieties of corn are differentiated by their endosperm characteristics. These include the dent, flour, pop, flint, and sweet corns.

*Sweet corn.* — Certain varieties of maize that are used for canning purposes and table use are characterized by a distinct wrinkling of the grain when mature. It is assumed that this wrinkling of the kernel is caused by the drying of the grain in which the sugars have not been completely transformed into hard starch. This horny starch would prevent the grain from losing its shape as it does in flint varieties.

The sweet corn character is a simple recessive in inheritance to the starchy type (dent, flint, or pop corn) as well as to the soft floury and waxy varieties. The degree of wrinkling in sweet corn kernels is modified to some extent by the texture of the endosperm. For example, certain varieties of sweet corn are merely latent flint corns, other latent dent or flour corns. This fact is clearly brought out in crosses with such types.

Crosses of sweet and waxy maize reported by Collins and Kempton

(1914) and Kempton (1919) show a 9 : 3 : 4 ratio in  $F_2$  from an  $F_1$   $Su\ su\ Wx\ wx$  as follows: —

9	$Su\ Wx$	—	starchy
3	$Su\ wx$	—	waxy
3	$su\ Wx$	—	sugary
1	$su\ wx$	—	„

The inheritance of dent, flint, and pop endosperm when intercrossed does not show a simple relationship. These crosses may be interpreted in terms of quantitative inheritance.

The flour corns seem to give a fairly distinct genetic behavior when crossed with the flint type. There is a pronounced cumulative effect of the simple factors concerned. Due to the triple fusion in the embryo-sac of maize, there are four different genotypes in a cross of flour  $\times$  flint corn. Two doses of either type overbalance one dose of the other as follows: —

$Fl\ Fl\ Fl$	—	flint
$Fl\ Fl\ fl$	—	„
$fl\ fl\ Fl$	—	flour
$fl\ fl\ fl$	—	„

The  $F_2$  ratio of such a cross accordingly shows a 1 : 1 ratio of flinty to floury seeds. (Hayes East 1915).

As a result of much inbreeding in maize a large number of abnormal or defective types of endosperm have been isolated. Being recessive in inheritance they have been accumulating in the maize species for long periods of time. Since maize is so completely cross-fertilized it would be practically impossible to eliminate such abnormal types by natural selection or even by artificial mass selection. Accordingly they are surprisingly numerous even in the best varieties of maize.

*Defective endosperm.* — Hereditary defects in the endosperm of maize have been reported by Jones (1920) and Lindstrom (1920 and 1923). They have been shown to be inherited as simple recessives in some cases. There is a multiplicity of different types (phenotypically and genotypically). In some the endosperm is only partly defective, the grains being slightly smaller in size. In others the defective nature is

noticeable by the distinct decrease in size, in texture or in color. In still others there is a complete abortion of endosperm leaving only the thin pericarp. In some the embryo is entirely lacking. There is another type with defective endosperm in which the primary root of the embryo begins growth on the ear before it is harvested. Such seeds die on maturing.

Most, if not all, of the above noted types can be selected by continuous inbreeding so that they are remarkably uniform and are inherited as simple Mendelian recessives. Intercrosses of many of the types give normal grains in  $F_1$  showing that they are genetically different.

Another type of endosperm that is really defective is that called *shrunk* (Hutchison 1921). This too is a simple recessive to the normal. In this case the endosperm fails to develop completely, often leaving a hollow space near the center of the kernel.

Still another endosperm defect has recently been reported as being conditioned by a recessive Mendelian factor. This type has been termed scar (*sc*) by Eyster (1922) because of its resemblance to a scar that forms on wounded tissue.

### *Plant characters.*

Numerous distinct, morphological variations of the maize plant afford another source of genetic material.

*Dwarfness.* — There are at least four different genetic factors controlling various forms of dwarfness in the corn plants. All are recessive to the ordinary tall habit of growth. The true dwarf type (*d d*) described by Emerson (1912) is easily detected in the seedling or mature plant stage. When mature the plants average about 30—40 cm. in height as compared with 2 meters or more in the normal type. The dwarf plants produce both staminate and pistillate inflorescences although both are inclined to be abnormal. In fact the plant is andromonoecious.

The dwarfing is apparently due to a shortening of the internodal length, since the number of nodes (and number of leaves) is practically the same as that of a normal plant.

Other types of dwarfs, such as the anther ear (*an an*) nana (*na na*), and brachytic (*br br*) have been reported. The anther ear type is also andromonoecious but is slightly taller than the true dwarf (*d*). The



brachytic type described by Kempton (1920) is different from the others to some extent, especially in the size of the ears, which are larger and perfectly normal.

Crosses of any of the four dwarf types result in normal or tall plants in  $F_1$  with a segregation in  $F_2$  into tall, parental types of dwarfs and combinations of the two dwarfs in the double recessive. A complete description of the cross  $dd\ An\ An\ An \times DD\ an\ an$  is reported by Emerson (1921).

*Leaf characters.* — The most striking variation in the leaves is the liguleless condition (Emerson 1912). This recessive character is apparent in both the seedling and mature plant stages. It is an unusually distinct type. A liguleless (*lg*) plant seems to be normal in all other respects.

Other leaf characters that are recessive in inheritance are crinkly (*cr*) leaf, glossy leaf, rugose, slashed or cut leaf and a type in which the midrib is practically the only portion of the leaf that develops. The interrelations of these various leaf characters have not been completely determined.

*Zigzag culms.* — According to Eyster (1920) this character becomes apparent when the plant comes into tassel. An abnormal growth of the tissue of the culm on the side of the internode above the leaf attachment causes this internode to arch away from the leaf sheath. As alternate internodes have the leaves attached at opposite sides the result is a more or less zigzag stem. This character is highly variable. Genetic tests indicate that it is a recessive type, due to the double recessive condition of duplicate dominant genes (*z zg*) for normal growth (Eyster 1922).

*Tassel characters.* — In addition to the abnormal tassels of the *pod* and *ramosa* types already described there are others worthy of note.

*Male sterile.* — Plants of this type are distinguished from the normal type only in the staminate inflorescence. The spikelets of the male-sterile plant are sterile. No pollen forms in the anther sacs and this gives a characteristic appearance to the tassel. The type is a simple Mendelian recessive (Eyster 1921).

*Tassel ear.* — As described by Emerson (1920), this abnormal type can be considered as a wholly pistillate-flowered plant since in place of the staminate inflorescence (tassel) there is developed an ear-like structure, with silks, which may form mature grains. The plant shows

no tendency to form a tassel. Seeds usually form in the „tassel-ear” first, followed later by seed formation in the true ears provided the latter do not appear too late. Tassel-ear (*te*) is recessive in inheritance to the normal.

*Tassel seed.* — This abnormal type differs from tassel-ear especially in the terminal pistillate inflorescence. The inflorescence is much looser in tassel-seed. In rare cases staminate flowers develop along with the pistillate ones but they are probably not functional. Tassel-seed (*ts*) is also recessive to normal. Crosses of the two types (through the heterozygous condition) produce normal plants always (Emerson 1920).

*Adherence.* — Kempton (1920) describes a variation of the maize plant in which the leaves, bracts, and inflorescences coalesce in various degrees. Often the upper leaves and terminal inflorescence are so firmly rolled into a hardened mass that the parts cannot be separated. Extreme cases of adherence always produce abnormal growth or contortions of the culm. Adherence is often manifest in the seedling stage. Limited evidence indicates that this character is a Mendelian recessive.

### *Chlorophyll Characters.*

Variations from the normal green leaf color in maize are exceedingly numerous. The inheritance of practically all such variations has been proven to be Mendelian despite the fact that the plastids are involved. One case of cytoplasmic or maternal inheritance has been reported in maize.

Chlorophyll defects can either be considered in the seedling or mature plant phases. The inheritance of the various seedling types of chlorophyll variations has been reported by Emerson (1912b), Miles (1915), and Lindstrom (1918 and 1921).

*White or albino seedlings.* — In this recessive type (*w w*) there is a failure of chlorophyll development, the seedlings perishing within two or three weeks time. A cytological study of the albino plants shows that plastids are present but are colorless ((Randolph 1922).

*Virescent seedlings.* — These are similar to the white (or yellow) type except that a small amount of chlorophyll develops which may increase under favorable circumstances so that the plant may mature although it will be very small and weak. The type is a simple recessive in inheritance (*v v*).

*Yellow seedlings.* — In this type the normal green component of chlorophyll is suppressed, leaving only a distinct yellow pigment which is a mixture of the xanthophyll and carotinoid pigments. Yellow (*ll*) are recessive in inheritance but the *Ll* factor pair shows some interesting and peculiar interactions with the other seedling factors.

The interrelations or interactions of these three fundamental factors for chlorophyll development in the seedling stage have been determined by Lindstrom (1921). When a normal green plant which is heterozygous for all three factor pairs (*Ll Vv Ww*) is self-pollinated, the progeny are of the following types: —

27 <i>L V W</i> — green	3 <i>L v w</i> — white (albino)
9 <i>l V W</i> — green	3 <i>l v W</i> — virescent-yellow
9 <i>L v W</i> — virescent-white	3 <i>l V w</i> — pure yellow
9 <i>L V w</i> — white (albino)	1 <i>l v w</i> — pure yellow

The following modified dihybrid ratios occur: —

<i>LL Vv Ww</i> — 9 : 3 : 4	<i>Ll VV Ww</i> — 12 : 3 : 1
9 <i>L V W</i> — green	9 <i>L V W</i> — green
3 <i>L v W</i> — virescent-white	3 <i>l V W</i> — green
3 <i>L V w</i> — white	3 <i>L V w</i> — white
1 <i>L v w</i> — white	1 <i>l V w</i> — yellow
<i>Ll Vv WW</i> — 12 : 3 : 1	<i>ll Vv Ww</i> — 9 : 3 : 4
9 <i>L V W</i> — green	9 <i>l V W</i> — green
3 <i>l V W</i> — green	3 <i>l v W</i> — virescent-yellow
3 <i>L v W</i> — virescent-white	3 <i>l V w</i> — pure yellow
1 <i>l v W</i> — virescent-yellow	1 <i>l v w</i> — pure yellow

The surprising relation in the factor interactions noted above is that *w* is capable of inhibiting the green component of chlorophyll but not the yellow pigments (xanthophyll and carotin) The *v* factor acts with either the green or yellow pigments.

While the above may be classed as fundamental factors for chlorophyll development in the seedling stage of maize, there are other factors involved. For example, evidence is at hand to prove conclusively that there really are at least three *Ww* pairs of factors. Ratios of 9



greens to 7 whites are accounted for by the genotype  $W_1 w_1 W_2 w_2$ . The same situation obtains for the virescent factor ( $V_1 v_1 V_2 v_2$ ).

The fact that more different genetic factors controlling the white and virescent-white seedling characters occur than the yellow seedling type may indicate that the more complex chemical nature of the green components of chlorophyll are more readily broken down (genetically) than the simpler chemical complex of the yellow pigments.

In addition to the seedling characters noted above there are other recessive characters which produce various grades of pale or yellowish-green color, as well as various types of striping.

Certain other chlorophyll deficiencies do not develop until the maize plant is beyond the seedling stage, usually well into maturity. All of these are simple recessives to the normal green color.

*Golden.* — In the golden ( $gg$ ) type the normal green color of the leaves, stalk and tassel gradually disappears or disintegrates leaving a distinct yellow pigment. Golden plants will mature and form reasonably good ears (Emerson 1912b and Lindstrom 1918).

*Japonica.* — There are two general types of japonica striping. In one the leaves exhibit definite longitudinal stripes of green and white color. In the other the stripes are green and yellow. The two are differentiated by the ( $Ll$ ) factor pair. The genotype  $jjLL$  develops the green and white striping, while  $jjll$  forms the green and yellow stripes. In either case the border line between the two colors is ordinarily sharp and definite. (See plates IV and V, Lindstrom 1918).

Crosses of golden  $\times$  japonica give  $F_1$  plants that are normal green. In  $F_2$  there results 9 green: 3 golden: 3 japonica: 1 golden-japonica. The double recessive is viable and breeds true.

*Green-striped.* — This recessive type ( $gs$ ) is characterized by narrow, definite, and alternate stripes of dark and light green thruout the leaves (Plate III., Lindstrom 1918). When crossed with either golden or japonica the  $F_1$  plants are normal green. The  $F_2$  of green striped  $\times$  golden gives 9 green: 3 golden: 3 greenstriped: 1 golden-green striped. The double recessive although weak will mature and produce ears. An  $F_2$  of japonica  $\times$  green-striped results in 9 green: 3 japonica: 3 green-striped: 1 japonica-green-striped.

*Yellow-striped.* — The striping pattern is identical with that of green-striped. The alternate stripes however are green and yellow. Crosses of green-striped  $\times$  yellow-striped produce  $F_1$  plants that are

fully normal. The  $F_2$  segregation of such a cross is not distinct. Greens and the two types of striping occur but counts are difficult if not impossible.

*Fine-striped.* — In this type the green leaves are striped or streaked with fine lines of white (or yellow if the  $ll$  factor is present). The striping occurs particularly along the leaf margin. When crossed with any of the other types the hybrid plants are green. Segregation occurs in  $F_2$  into greens and the parental types of striping (Lindstrom 1918).

*Lineate.* — This type as described by Collins (1920) is somewhat similar to the fine-striped pattern, although the white stripes appear to be much narrower. The type ( $li$ ) is recessive to green.

*Zebra striping.* — As described by Demerec (1921) this type has transverse stripes made up of numerous yellowish dots on the leaves which become more pronounced as the plant matures. Although somewhat variable, zebra striping ( $zb$ ) is considered as a recessive Mendelian character.

*Fine streaked.* — Although resembling fine-striped in appearance this type ( $fi$ ) is genetically different and is classed as another recessive chlorophyll defect (Anderson 1922).

Other chlorophyll defects that consist of blotching ( $bl$ ), and spotting or dotting ( $dt$ ) of the leaves are known to be recessive characters although their genetic behavior has not yet been reported. In addition there are probably ten or more chlorophyll defects (white sheath, various odd stripings, etc.) whose inheritance is not yet fully solved.

### *Anthocyanic or Plant Color Characters*

The inheritance of a complex series of genetic factors controlling the cell sap or anthocyanic pigments in the stalk, leaves, husks, and tassels of maize has been fully reported by Emerson (1921a). The fundamental factor pairs concerned are three: —

$Aa$ - presence and absence of a basic anthocyan pigment.

$Bb$ - " " " " " brown flavone "

$Pl\ pl$  " " " " " purple anthocynin "

that develops in the dark as well as in the light in contrast with  $A$  which forms pigment only in the light.

In addition to these basic factors there are two sets of modifying factors. One belongs to the multiple allelomorph series of the  $Rr$  factor pair for

aleurone color. The other is an allelomorph of the triple allelomorphic series *B*, *B<sup>w</sup>* and *b*. The relations of these factors are most clearly shown in the following table: —

PLANT AND ANTHER COLORS

(Emerson 1921a)

<i>Plant</i>	<i>Anthers</i>
<i>A B Pl R<sup>r</sup></i> — purple . . . . .	purple
<i>A B<sup>w</sup> Pl R<sup>r</sup></i> — weak purple . . . . .	"
<i>A B Pl R<sup>g</sup></i> — purple . . . . .	green
<i>A B pl R<sup>r</sup></i> — sun red . . . . .	pink
<i>A B<sup>w</sup> pl R<sup>r</sup></i> — weak sun red . . . . .	"
<i>A B pl R<sup>g</sup></i> — sun red . . . . .	green
<i>A b Pl R<sup>r</sup></i> — dilute purple . . . . .	purple
<i>A b Pl R<sup>g</sup></i> — green . . . . .	green
<i>A b pl R<sup>r</sup></i> — dilute sun red . . . . .	pink
<i>A b pl R<sup>g</sup></i> — green . . . . .	green
<i>a B Pl</i> — brown . . . . .	"
<i>a B pl</i> — green (or slight brown in sheaths) . . . . .	"
<i>a b Pl</i> — " (or slight brown in tassel) . . . . .	"
<i>a b Pl<sup>rch</sup></i> — " (considerable brown in tassel) . . . . .	"
<i>a b pl</i> — " . . . . .	"

Factor *r<sup>r</sup>* has the same effect on plant color as *R<sup>r</sup>*, and *r<sup>g</sup>* the same effect as *R<sup>g</sup>*.

When a purple plant that is heterozygous for the three fundamental factors *Aa Bb Pl pl* (*R<sup>r</sup> R<sup>r</sup>* or *r<sup>r</sup> r<sup>r</sup>*) is self-fertilized the following trihybrid ratio results:—

27	<i>A B Pl</i> — purple stalk, leaves and tassel; anthers purple.
9	<i>A B pl</i> — sun-red " " " " " pink.
9	<i>A b Pl</i> — dilute purple " " " " " purple.
3	<i>A b pl</i> — dilute sun-red " " " " " pink.
9	<i>a B Pl</i> — brown " " " " " green.
3	<i>a B pl</i> — green " " " " " "
3	<i>a b Pl</i> — " " " " " "
1	<i>a b pl</i> — " " " " " "

Striking confirmations of this hypothesis are evident when the dilu-



te purple (showing surprisingly little purple color) type is crossed with the *sun-red* type (with no purple). The  $F_1$  of this cross consists of full purple plants with a great amount of pigment. An identical  $F_1$  results from a cross of the brown type  $\times$  the dilute sun-red, neither parent showing any purple pigment whatsoever.

*Silk Color.* — The inheritance of the anthocyanic pigments in the silks of the pistillate inflorescence has been reported by Anderson (1921). Colors of the silk are considered while still under the husks since parts exposed to sunlight may be red if the necessary factors are present.

Anderson has formulated and verified the following hypothesis: —

- $A Sm P$  — green silks
- $A Sm p$  — „ „
- $A sm P$  — salmon colored silks
- $A sm p$  — brown

In the above  $A$  is the general factor for anthocyan (used in aleurone and plant color studies) and  $Pp$  is the general factor pair for pericarp color (red or colorless). With  $aa$  present in the above series of factors all the silks are green.

### *Variegation and Mutation*

One of the most interesting and unusual phases of heredity is exhibited by the behavior of the variegated pericarp condition in maize. Here is a legitimate hereditary character whose genetic behavior is best explained by a simple process of budmutation with a frequency that permits detailed analysis ((Emerson 1914, 1917 and 1922).

There are distinct commercial varieties of maize („calico or bloody-butcher" corn) whose seed-coat is characterized by narrow, longitudinal stripes of red color on a colorless back ground. The pericarp, being maternal tissue, should be uniform on the entire ear, within reasonable limits. But in these varieties occasional seeds, or blocks of kernels of a definite pattern are entirely red. Sometimes an entire ear of an otherwise variegated variety is solid red. Often the second ear of such a plant retains the striped varietal characteristic.

When the red kernels of such a variation are planted there is a mar-

ked tendency for the production of offspring with solid red ears (with red cobs as well). Since the genetic relations between solid red and variegated pericarp are well known the situation offers a splendid source of material for a study of the mutation problem.

As has been pointed out in the section dealing with pericarp and cob colors, the variegated type has been fitted into a multiple allelomorphous relation. Actually there are known at the present time at least two distinct types of variegation, the so called medium- and light-variegated types. A dark variegated type is also known, although less work has been done with that.

The multiple allelomorphous series of the pericarp and cob colors that serve to explain the variegation problem can be listed in their epistatic order, as follows: —

- $P^{rr}$  — red pericarp and red cob.
- $P^{mv}$  — medium variegated pericarp and cob.
- $P^{lv}$  — light                   "                   "                   "
- $p^{ww}$  — white pericarp and cob.

The last named type is recessive to any of the others.

According to Emerson (1914, 1917 and 1922) either type of variegation  $P^{mv}$  or  $P^{lv}$  can mutate to the solid red pericarp (and cob) condition  $P^{rr}$ . This is a change from a recessive to a dominant type. The reverse mutation also has been noted but much less frequently.

The mutation noted above occurs apparently at any stage in the development of the plant. When occurring early in the life history, the entire ear of an otherwise variegated variety may become solid red. When it happens later, only a certain portion of the ear, or only a few kernels, or only a part of a kernel may show the change. The chances of the mutation being inherited are greater if the change has occurred early, presumably in time to strike the germ plasm. Later mutations may affect only the epidermal tissue and accordingly the mutation will not be transmitted to the progeny.

A noteworthy phenomenon of the situation is that a heterozygous variegated ear, as  $P^{mv} P^{ww}$ , most certainly mutates more frequently than a homozygous one,  $P^{mv} P^{mv}$ , altho there are two variegation genes as sources for mutation in this case. When such a heterozygous type undergoes mutation the  $P^{mv}$  gene is always the one affected, never

the  $p^{ww}$  gene. The mutated red ear or kernel  $P^{rr} p^{ww}$  then acts exactly as if it were a hybrid of ordinary red and white pericarp.

Another striking phase of the problem occurs when a type heterozygous for the two types of variegation  $P^{mv} P^{lv}$  mutates. In this case the gene  $P^{mv}$  is the one affected by the mutation altho  $P^{lv}$  is known to have mutated in other material. The red mutation,  $P^{rr} P^{lv}$  then behaves as an  $F_1$  between  $P^{rr} P^{rr} \times P^{lv} P^{lv}$ .

In addition to this interesting and well proven contribution to the mutation concept, Emerson has shown that another, but similar, type of variegation behaves in a different manner. This type, called dark-crown variegation, is equally as distinct in appearance as the others. In this case the glumes of the cob show the mutation area on the ear very distinctly. The surprising feature of the dark-crown variation is that it is not inherited in any manner whatsoever.

Histological examination indicates that the mutation from variegated to red (dark-crowned, red seeds) has occurred only in epidermal tissue, while the mutation from variegated to solid red has struck the underlying tissue which permitted the change to take place in the germ plasm. It seems entirely possible that both types of variation are fundamentally the same, both being true gene mutations.

Hayes (1917) reports an analogous case of variegation and mutation involving a similar but distinctly different pericarp variegation which he terms „mosaic”. The interrelations between „mosaic” variegation and Emerson’s variegated „calico” type have not yet been established.

Emerson (1920) has presented another interesting and critical case of mutation which apparently involves a chromosomal disturbance, very likely one of non-disjunction. The situation involves certain aberrant seeds in which aleurone color and endosperm characters (sugary, waxy and shrunken) show a distinct spotting instead of being fully colored and starchy.

In cases where an aleurone factor and an endosperm factor are linked (such as  $C-Wx$ ) crosses, in which recessive aleurone and recessive endosperm (waxy) are contributed by the female parent and the corresponding dominant characters by the male, the few aberrant seeds show a critical phenomenon of spotting or mottling. In these aberrant seeds — the normal condition of which is colored and starchy — the colorless spots of the recessive (maternal) aleurone color are in the great majority of cases directly underlaid by the recessive (maternal) type of en-



dosperm (waxy in this case). This duplication of recessive characters in aberrant seeds is never found when the aleurone and endosperm factors are not linked.

The assumption in these cases is that, in the development of the endosperm tissue, occasional non-disjunction of the chromosome containing the linked genes occurs in cell division. The daughter cells of the endosperm failing to receive the chromosome with both dominant factors develop into areas or spots with the recessive aleurone and endosperm characters instead of being dominant in those respects.

#### LINKAGE GROUPS OF MAIZE

Despite the fact that maize has ten pairs of chromosomes there have been isolated, by a tremendous amount of experimental work, at least seven groups of linked factors. Such experimental work should provide eventually a conclusive argument for or against the modern chromosome theory of heredity as evolved by the workers with *Drosophila*. A verification of this theory is certainly necessary in the plant kingdom.

Historically the first linkage reported in maize was that by COLLINS and KEMPTON (1911). It involved the linkage of the factor for waxy endosperm and one of the aleurone factors. BREGGER (1918) identified the aleurone factor *C* as being linked with *wx* (26.7 per cent crossing over). HUTCHISON (1921) added two other factors, *sh* (shrunk endosperm), and *I* the inhibiting factor concerned in aleurone color. Factors *wx* and *sh* gave 21.8 per cent and *sh* and *C* 3.4 per cent crossing over. Factors *I* and *Sh* giving a crossover percentage of 3.6 suggests that *I* and *C* occupy the same or very near the same locus.

The chromosome map of this group can be plotted approximately as follows: —

I.	<i>Ic</i>	3.6	<i>Sh</i>	21.8	<i>Wx</i>
	<i>ic</i>		25		<i>wx</i>

The percentage of crossing-over in maize is somewhat variable and until further tests are reported the exact location of these factors remains somewhat inexact but their relative position is clearly established. By means of three-point tests (involving double crossing over) Hutchison (1922b) has proven the relative order of these genes to be *C — Sh — Wx* or *I — Sh — Wx*.

A second group of linked factors comprises the *Rr* pair of aleurone factors, the *Ll* pair governing the yellow-pigments (xanthophyll and carotin), and the *Gg* pair of chlorophyll factors (greengolden) as reported by LINDSTROM (1917, 1918 and 1921). In this group *Rr* and *Gg* showed 23 per cent crossing over, altho later data indicate a somewhat smaller per cent. Factors *Ll* and *Gg* give approximately 19 per cent crossing over with limited data, and *Ll* and *Rr* are proven to be completely linked (LINDSTROM 1921). The relative order of factors on this chromosome is as follows: —

$$\text{II.} \quad \frac{RL \qquad 20 \qquad G}{\qquad \qquad \qquad}$$

Unpublished data place  $W_2$ , another factor (complementary) for white seedlings, in this second group, since factors *R* and  $W_2$  show about 17 per cent cross-over. KEMPTON (1919a) places *Ss* (spotted aleurone) in this group since *R* and *S* appear to be linked. HUTCHISON (1922b) states that *Li* (lineate leaves) also belongs here.

A third group of factors showing linkage but independent inheritance with respect to the other groups, involves the factor pairs *Su su* (starchy-sugary endosperm) and *Tu tu* (normal-pod corn). The first report of this linkage was that of JONES and GALLASTEGUI (1919). More comprehensive tests of the situation were made by W. H. Eyster (1921). He found about 30 per cent crossing over between these two factor pairs. In a later paper (1922a) he reports, using a total of 4624 back-crossed plants, an average percentage of crossing over of  $28.63 \pm 0.45$ .

$$\text{III.} \quad \frac{Su \qquad 28.6 \qquad Tu}{\qquad \qquad \qquad}$$

A fourth group consists of the *Bb* plant-color factors, the *Lg lg* pair for normal-liguleless leaves, and the *Te te* pair for normal-tassel ear plants (EMERSON 1920). The data reported by EMERSON give a three point test proving the fact of double crossing over in maize. The map showing the relative positions of these factors is as follows: —

$$\text{IV.} \quad \frac{Lg \qquad 29.2 \quad B \quad 20.8 \quad Te}{\qquad \qquad 45.8 \qquad \qquad te}$$

A fifth group consists of the linked factors *Y* (yellow endosperm), *Pl* (purple plant color), *sm* (salmon silks), and *wl* (white seedlings).

Tests by Emerson accumulating since 1912 and reported in 1921 show that *Pl pl* and *Yy* are linked giving 24.2 to 30 per cent crossing over. Additional data by Anderson (1921) show a crossing-over percentage of 29.7 for these factors.

Anderson also reports 10.0 per cent crossing over for the *Pl-Sm* factors and 36.8 per cent for the *Y-Sm* factors. By means of threepoint tests the following order and distances of the factors in this group have been established: —

V.	29.7	<i>Pl</i>	10.0	<i>Sm</i>
	<i>y</i>	36.8		<i>sm</i>

Some very recent work by STROMAN (1923) has added the *Ww* factor (*W<sub>1</sub>w<sub>1</sub>*) pair to this group. He finds that *Yy* and *Ww* show approximately 42 per cent crossing over. This may be the same linkage as that reported by KEMPTON (1917) the factors of which were not then indentified. A very limited amount of data on the *Pl pl* and *Ww* relationship shows about 25 per cent crossing over. This work would indicate the following relative position of the *Ww* pair of factors on this chromosome: —

VI.	<i>Pl</i> 25	<i>Wl</i>
	<i>y</i> 42	<i>wl</i>

The evidence is perhaps sufficient to give the order of the genes in this group as *Y-Pl-Sm Wl*. ANDERSON (1922) also notes another factor pair in this group. Fine-streaked leaves (*fi*) has been found to be linked with the *Y* factor.

The sixth linkage group has been discovered by EMERSON (1920). It involves the *Pp* factor pair controlling pericarp color and the *Ts ts* pair (normal-tassel seed plants). These factors are either very closely linked or the two pairs are indentical.

KEMPTON (1921c) reports that the *Br br* (normal-brachytic dwarf) factors show linkage with pericarp and cob color, very likely *Pp*. In this case there is approximately 35 per cent crossing over (range of 31 to 43) between these factors.

VII.	<i>TsP</i>	35	<i>Br</i>
------	------------	----	-----------

A seventh group of factors showing linkage comprises the *Aa* pair (anthocyanin plant color) and the *Vv* pair (green-virescent seedling chlorophyll). Tests reported by STROMAN (1923) indicate a very loose



linkage between these factors, there being about 45 per cent crossing over.

VII.  $\frac{A \quad \quad \quad 45 \quad \quad \quad V}{\quad \quad \quad}$

Other factors that have been fairly well tested against many others, such as *ra*, *gs*, and *j*, may form still other groups. Eyster (1922c) reports that *zg* and *gs* are completely linked and these may form another linkage group.

It is an interesting observation that the factors representing characters related in development, such as the various aleurone, plant color, the chlorophyll factors, exhibit no general tendency to be carried on the same chromosome. The aleurone factors *A*, *C*, *R* are located on separate chromosomes, as are the plant color factors *A*, *B*, *Pl*, and the chlorophyll factors *L*, *V*, *W*.

#### RELATIVE FREQUENCY OF CROSSING OVER IN MICROSPOROGENESIS AND IN MEGASPOROGENESIS

Crossing over in maize between genetic factors in the same linkage group in both microspore and megaspore development was first recognized by COLLINS (1912) and proven by LINDSTROM (1917). The frequency of crossing over in the anthers and ovaries has been compared by EMERSON and HUTCHINSON (1921) and EYSTER, W. H. (1921 and 1922a).

Since linkage values of different plants of maize are known to be somewhat variable, the critical tests of the frequency of crossing over in the anthers and ovaries were made by using the same  $F_1$  plant as the seed and pollen parent in backcrosses with double recessives. No conclusive difference was found by these experimenters in the frequency of crossing over in megaspore and microspore development in the *Tu-Su* group, in the *B-Lg* group, or in the *C-Sh* group.

#### EFFECTS OF INBREEDING IN MAIZE

Maize is perhaps the best example of the action of the inbreeding process on a naturally cross-fertilized species. This is primarily true because of the large number of hereditary characters that have been isolated by inbreeding, whose inheritance has been studied thoroughly.

It is commonly believed that maize, under ordinary circumstances,

is almost completely cross-pollinated. Experimental evidence (KIESSELBACH 1922) indicates that there is probably less than one per cent self-pollination. For this reason the species is certain to be in a very heterozygous condition, even in the best commercial varieties.

Inbreeding of commercial varieties of maize is characterized by an astounding amount of defective types in the offspring. It is a safe estimate to say that at least 40 per cent of selfpollinated ears of commercial varieties of good agronomic standing will show defective types of plants in the progeny. These include numerous sorts of chlorophyll abnormalities, defective or abortive kernels, dwarfs and other morphological defects of seedling, stalk, leaves, ear, or tassel. One cannot appreciate the vast array of poor types that arise in this way unless he has tested it experimentally.

Practically all of these defective types are recessive in inheritance to the normal or standard maize plant. The reason for this is obvious. Nature of course may produce both dominant and recessive deviations from the type. Dominant defects will naturally perish in the struggle for existence. Recessive defects on the other hand may be carried on for generations by virtue of the heterozygous condition of maize occasioned by its method of cross-pollination. In this manner the maize species gathers and holds many of the recessive defects that have arisen during its evolutionary history. Natural selection against the defective types themselves is of no avail in destroying them completely. Their persistence in the species is thus theoretically proven, and a practical test of inbreeding will verify this fact very clearly.

It is for this reason that the improvement of maize by breeding has been found to be so extremely difficult. Ear-to-row breeding is not successful; close selection to type is dangerous; all because of the pernicious effect of inbreeding which is characteristic in reducing the yield and vigor of maize. The abnormal or defective types can easily be eliminated by continued self-pollination, but the remaining stock is nevertheless surprisingly poor in the great majority of cases.

It may be that by isolating and removing the defective types by inbreeding, we take from the remaining stock, because of genetic linkages of good and bad factors, some of the favorable factors for yield. At any rate something happens to reduce the yield and vigor. The only hope remains in crossing the purified, inbred strains with the hope of restoring most of the favorable factors for growth by such outcrossing. At

best this will prove a tedious and uncertain process if a permanent improvement of maize is sought for.

---

ALPHABETICAL LIST OF GENETIC FACTORS IN MAIZE

(Dominant factors capitalized)

- A* — anthocyan. General plant color found in aleurone, pericarp, stem, leaves, etc.
- ab* — abortive grains. No endosperm.
- ad* — adherent. Leaves and tassel adhering.
- an* — anther ear. Semi-dwarf plant with anthers thruout ear.
- B* — „brown”. A plant color factor. One of an allelomorphic series  
*B*, *B<sup>w</sup>*, *b*.
- br* — brachytic. Dwarf plant.
- bh* — blotched aleurone.
- bl* — blotched leaf.
- bv* — *brevis*. Dwarf plant.
- C* — colored aleurone, complementary to *A* and *R* factors.
- co* — coherent. Branches of tassel cohering.
- cr* — crinkly leaf.
- d* — dwarf plant with anthers thruout ear.
- de* — defective. Partial development of endosperm.
- dt* — dotted leaf. Circular spots of light green.
- f* — fine-striped leaf.
- fi* — fine-streaked leaf.
- fl* — floury-flinty endosperm.
- g* — golden leaf.
- gl* — glossy leaf.
- gs* — green-striped leaf.
- I* — inhibitor of aleurone color.
- in* — intensifier of red and purple aleurone.
- j* — *japonica*-striped leaf.
- l* — *luteus* (yellow) seedling. Factor for xanthophyll and carotin pigments.
- lg* — liguleless leaf.
- li* — lineate leaf.



- mr* — midrib. Leaf consists of but little more than midrib.  
*ms* — male sterile. Anthers produce no pollen.  
*na* — *nana*. Dwarf plant.  
*nk* — naked. Cob and tassel almost free from spikelets.  
*P* — pericarp and cob color. An allelomorphic series  $P^{rr}$ ,  $P^{wr}$ , etc.  
*Pl* — purple plant color. Develops in local darkness.  
*Pr* — purple aleurone. Red aleurone- $\phi r$ .  
*R* — „red” aleurone. One of the complementary factors ( $ACR$ ) for aleurone color; and also in an allelomorphic series affecting plant colors and pericarp:  $R^r$   $R^g$ ,  $r^r$ ,  $r^g$ ,  $r^{ch}$ , etc.  
*ra* — *ramosa* ear.  
*rs* — spotted aleurone.  
*sc* — scarred endosperm.  
*sh* — shrunken endosperm.  
*sl* — slashed. Slashed or shredded seedling.  
*sm* — salmon silks.  
*sp* — spear. Spear-like seedling. Usually lethal.  
*su* — sugary endosperm.  
*te* — tassel ear  $e$  } Two types producing only pistillate flowers  
*ts* — tassel seed  $e$  } in the tassel.  
*Tu* — tunicate ear (pod corn).  
*v* — virescent seedling. (Complementary factors  $v_1$  and  $v_2$ ).  
*w* — white seedling. ( „ „ „  $w_1$  „  $w_2$ ).  
*ws* — white sheath.  
*wx* — waxy endosperm.  
*Y* — yellow endosperm. Duplicate factors known.  
*ys* — yellow-striped leaf.  
*zb* — zebra-transversely striped leaves.  
*zg* — zigzag stalk; duplicate factor with  $z$ .

Many of the above factors have been named and used by Dr. R. A. EMERSON of Cornell University and by his coworkers. Changes in the nomenclature are sometimes necessary in order to indicate new interrelations, but usage has established most of the factors in this list more or less definitely. In the case of the biliteral symbols, the second letter may be placed as a subscript ( $a_b a_b s_u s_u$ ) or the same relation may be indicated by proper spacing between the different allelomorphs ( $ab ab su su$ ).

## BIBLIOGRAPHY.

- ANDERSON, E. G., 1921. — The inheritance of salmon silk color in maize. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Mem. 48:539—554.
- ANDERSON, E. G., 1922. — Heritable characters of maize XI. Fine streaked leaves. Jour. Heredity 13 : 91—92.
- ANDERSON, E. G., 1923. — The allelomorphic series for pericarp and cob color. In manuscript.
- BREGGER, T., 1918. — Linkage in maize: The *C* aleurone factor and waxy endosperm. Amer. Nat. 52: 57—61.
- COLLINS, G. N. and J. H. KEMPTON, 1911. — Inheritance of waxy endosperm in hybrids of Chinese maize. IV. Conf. Internationale de Génétique. Paris, 1911
- COLLINS, G. N. 1912. — Gametic coupling as a cause of correlations. Amer. Nat. 46: 569—590.
- COLLINS, G. N. and J. H. KEMPTON, 1914. — Inheritance of endosperm texture in sweet  $\times$  waxy hybrids of maize. Amer. Nat. 48: 584—594.
- COLLINS, G. N., 1917. — Hybrids of *Zea ramosa* and *Zea tunicata*. Jour. Agr. Res. 9: 383—395.
- COLLINS, G. N., and J. H. KEMPTON, 1920. — A teosinte-maize hybrid. Jour. Agr. Res. 19: 1—37.
- COLLINS, G. N. 1920. — Heritable characters of maize. I. Lineate leaves. Jour. Heredity 11: 2—6.
- CORRENS, C., 1901. — Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Biblio. Botanica 53: 1—161.
- DEMEREK, M., 1921. — Heritable characters of maize. X. Zebra striped leaves. Jour. Heredity 12: 406—407.
- EAST, E. M., 1908. — Practical use of Mendelism in corn breeding. Inbreeding in corn. Rept. Conn. Agric. Exp. Sta., 1907—1908: 406—428.
- EAST, E. M. and H. K. HAYES, 1911. — Inheritance in maize. Conn. Agr. Exp. Sta. Bul. 167: 1—142.
- EAST, E. M. 1912. — Inheritance of color in the aleurone cells of maize. Amer. Nat. 46: 363—365.
- EMERSON, R. A. 1911a. — Latent characters in corn. Proc. Amer. Breed. Ass. 6: 233—237.
- EMERSON, R. A., 1911b. — Genetic correlation and spurious allelomorphism in maize. Nebr. Agr. Exp. Sta. Ann. Rept. 24: 58—90.
- EMERSON, R. A., 1912a. — The inheritance of certain abnormalities in maize. Proc. Amer. Breed. Ass. 8: 385—399.
- EMERSON, R. A., 1912b. — The inheritance of certain forms of chlorophyll reduction in corn leaves. Nebr. Agr. Exp. Sta. Ann. Rept. 25: 89—105.
- EMERSON, R. A., 1912c. — The inheritance of the ligule and auricles of corn leaves. Nebr. Agr. Exp. Ann. Rept. 25 : 81—88.
- EMERSON, R. A., and E. M. EAST, 1913. — The inheritance of quantitative characters in maize. Nebr. Agr. Exp. Sta. Research Bul. 2: 1—120.
- EMERSON, R. A., 1913. — The possible origin of mutations in somatic cells. Amer. Nat. 47: 375—377.

- EMERSON, R. A., 1914. — The inheritance of a recurring somatic variation in variegated ears of maize. *Amer. Nat.* 48: 87—115.
- EMERSON, R. A., 1915. — Anomalous endosperm development in maize and the problem of bud sports. *Zeit. Ind. Abst. v. Vererb.* 14: 241—260.
- EMERSON, R. A., 1917. — Genetical studies of variegated pericarp in maize. *Genetics* 2: 1—35.
- EMERSON, R. A., 1918. — A fifth pair of factors, *Aa*, for aleurone color in maize, and its relation to the *Cc* and *Rv* pairs. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Mem.* 16: 225—289.
- EMERSON, R. A., 1920. — Heritable characters of maize. II. Pistillate flowered maize plants. *Jour. Heredity* 11: 65—76.
- EMERSON, R. A., 1921a. — The genetic relations of plant colors in maize. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Mem.* 39: 1—156.
- EMERSON, R. A., 1921b. — Genetic evidence of aberrant chromosome behavior in maize endosperm. *Amer. Jour. Bot.* 8: 411—421.
- EMERSON, R. A., 1921c. — Heritable characters of maize. IX. Crinkly leaf. *Jour. Heredity* 12: 267—270.
- EMERSON, R. A., and C. B. Hutchison, 1921. — The relative frequency of crossing over in microspore and in megaspore development in maize. *Genetics* 6: 417—432.
- EMERSON, R. A., 1922. — The nature of bud variations as indicated by their mode of inheritance. *Amer. Nat.* 51: 64—79.
- EMERSON, R. A., and S. H. Emerson, 1922. — Genetic interrelations of two andromonoecious types of maize: dwarf and anther ear. *Genetics* 7: 203—236.
- EYSTER, L. A., 1921 — Heritable characters of maize. VII. Male sterile. *Jour. Heredity* 12: 138—141.
- EYSTER, W. H., 1920. — Heritable characters of maize. VI. Zigzag culms. *Jour. Heredity* 11: 349—57.
- EYSTER, W. H., 1921 — The linkage relations between the factors for tunicate ear and sugary endosperm in maize. *Genetics* 6: 209—240.
- EYSTER, W. H., 1922a. — The intensity of linkage between the factors for sugary endosperm and for tunicate ears and the relative frequency of their crossing over in microspore and megaspore development. *Genetics* 7: 597—601.
- EYSTER, W. H., 1922b — Scarred endosperm and size inheritance in kernels of maize. *Missouri Agr. Exp. Sta. Res. Bul.* 52: 1—10.
- EYSTER, W. H., 1922c. — Inheritance of zigzag culms in maize. *Genetics* 7: 559—567.
- GERNERT, W. B., 1912. — A new subspecies of *Zea mays* L. *Amer. Nat.* 46: 616—622.
- GERNERT, W. B., 1912. — The analysis of characters in corn and their behavior in transmission. p. 1—58. Published by author, Champaign, Ill.
- HAYES, H. K. and E. M. East, 1915. — Further experiments on inheritance in maize. *Conn. Agr. Exp. Sta. Bul.* 188: 1—31.
- HAYES, H. K., 1917. — Inheritance of a mosaic pericarp pattern color of maize. *Genetics* 2: 260—281.



- HUTCHISON, C. B., 1921. — Heritable characters of maize. VII. Shrunken endosperm. *Jour. Heredity* 12: 76—83.
- HUTCHISON, C. B., 1922a. — Heritable variations in maize. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 14: 73—78.
- HUTCHISON, C. B., 1922b. — The linkage of certain aleurone and endosperm factors in maize, and their relation to other linkage groups. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Mem.* 60: 1421—1473.
- JONES, D. F., 1918. — Segregation of susceptibility to parasitism in maize. *Amer Jour. Bot.* 5: 295—300.
- JONES, D. F., and C. A. Gallastegui, 1919. — Some factor relations in maize with respect to linkage. *Amer. Nat.* 53: 239—246.
- JONES, D. F., 1919. — Selection of pseudo-starchy endosperm in maize. *Genetics* 4: 364—393.
- JONES, D. F., 1920a. — Heritable characters of maize. IV. A lethal factor-defective seeds. *Jour. Heredity* 11: 161—7.
- JONES, D. F., 1920b. — Selective fertilization in pollen mixtures. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 6: 66—70.
- JONES, D. F., 1920c. — Selection in self-fertilized lines as the basis for corn improvement. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 12: 77—100.
- JONES, D. F., and E. M. EAST, 1920. — Genetic studies on the protein content maize. *Genetics* 5: 543—610.
- KEMPTON, J. H., 1917. — A correlation between endosperm color and albinism in maize. *Jour. Wash. Acad. Sci.* 7: 146—149.
- KEMPTON, J. H., 1919a. — Inheritance of spotted aleurone color in hybrids of Chinese maize. *Genetics* 4: 261—274.
- KEMPTON, J. H., 1919b. — Inheritance of waxy endosperm in maize. *U. S. Dept. Agr. Bul.* 754. 99 pp.
- KEMPTON, J. H., 1920c. — Heritable characters of maize. III. Brachytic culms. *Jour. Heredity* 11: 111—115.
- KEMPTON, J. H., 1920d. — Heritable characters of maize. V. Adherence. *Jour. Heredity* 11: 317—322.
- KEMPTON, J. H., 1921a. — Inheritance of ramose inflorescence in maize. *U. S. D. A., B. P. I. Bul.* 971: 1—20.
- KEMPTON, J. H., 1921b. — Brachytic variation in maize. *U. S. Dept. Agr. B. P. I., Bul.* 925.
- KEMPTON, J. H., 1921c. — Linkage between brachytic culms and pericarp and cob color in maize. *Jour. Wash. Acad. Sci.* 11: 13—20.
- KIESSELBACH, T. A., 1922. — Corn investigations. *Nebr. Agric. Exp. Sta. Res. bul.* 20: 1—151.
- LINDSTROM, E. W., 1917. — Linkage in maize: Aleurone and chlorophyll factors. *Amer. Nat.* 51: 255—237.
- LINDSTROM, E. W., 1918. — Chlorophyll inheritance in maize. *Cornell Univ. Agric. Exp. Sta. Mem.* 13: 1—68.
- LINDSTROM, E. W., 1920. — Chlorophyll factors of maize. *Jour. Heredity* 11: 269—277.

- LINDSTROM, E. W., 1921. — Concerning the inheritance of green and yellow pigments in maize seedlings. *Genetics* 6: 91—110.
- LINDSTROM, E. W., 1921. — Hereditary endosperm defects in sweet and flint corn. *Jour. Heredity*. In press.
- LINDSTROM, E. W., 1923. — Sidelights on corn breeding. *Wisconsin Agric. Exp. Sta. Bul.* In press.
- MILES, F. C., 1915. — A genetic and cytological study of certain types of albinism in maize. *Jour. Genetics*. 4: 193—214.
- RANDOLPH, L. F., 1922. — Cytology of chlorophyll types of maize. *Bot. Gaz.* 73: 337—375.
- STROMAN, G. N., 1923. — Genetic relations of chlorophyll and anthocyanin seedling characters in maize. In manuscript.
- WEBBER, H. J., 1900. — Xenia, or the immediate effect of pollen in maize. *U. S. D. A. Div. Veg. Phys. Path. Bul.* 22: 1—44.
- WEBBER, H. J., 1906. — Correlation of characters in plant breeding. *Amer. Breed. Ass.* 2: 73—83.
- WHITE, O. A., 1917. — Inheritance of endosperm color in maize. *Amer. Jour. Bot.* 4: 396—406.
-

A PRELIMINARY STATEMENT OF THE RESULTS OF MR.  
HOUWINK'S EXPERIMENTS CONCERNING THE ORIGIN OF  
SOME DOMESTIC ANIMALS

by J. P. LOTSY and K. KUIPER

IV

(continued from p. 176.)

CHAPTER IV

DETERMINATION OF THE BIRDS RECEIVED BY MR. HOUWINK AS  
BANKIVA'S

A. *The cock 201.1 ♂* (Pl. VII fig. 2)

In 1912 MR. HOUWINK got from Rotterdam, a pair of birds, subsequently numbered: 201.1 ♂ and 201.2 ♀, said to be *bankiva*'s directly imported from „Indie”, which in Dutch may mean either British India or the Malay Archipelago. This pair were the ancestors of all MR. HOUWINK's *bankiva*'s.

Information sought as to the exact region from which the *bankiva*'s, had been imported had no result, so that:

*The origin of the bird's received by MR. HOUWINK has remained unknown.*

The top of the head of the cock 201.1 ♂, as well as its neck and hackles, are dark orange red and have no median black stripe. In this it agrees with the description, given by BEEBE of the British Indian red junglefowl. This author says however that the longer hackles pale posteriorly into orange or orange yellow, while no such paling, or — at the utmost — but the faintest trace of it, is visible in the original cock of MR. HOUWINK. A young cock, sent by VORDERMAN in March



1896 from Java, to the Leyden Museum (Pl. VII fig. 1) shows the posterior paling of the hackles very distinctly and this paling is also to be seen in the case of a large cock, collected by DR. C. PLATEN in Daveo-Mindanao (Celebes) 28. v. 89 (Pl. VII fig. 4), the length of which is given as 67, the diameter as 33 cm and which is also present in the Leyden Museum. It is absent in the case of a cock in that same Museum, received from the Zoological Garden at Rotterdam on Jan. 22. 1920 (registernumber 4677) pictured on Pl. VII fig. 5) which had been hatched there from eggs, brought over from Indo China. BEEBE describes the secondary wing coverts of the British Indian *bankiva*'s as black, glossed with purplish green. In MR. HOUWINK's cock, they are glossed with green only, but in stead of being entirely black, they are more or less mottled with brown. The young Java-cock, already mentioned, has a violet gloss on its wing coverts; this is almost absent from the Celebes-cock, very conspicuous however on the wing coverts of the cock from Indo-China.

While BEEBE describes the tailfeathers and their coverts of typical British Indian red junglefowl as having a green gloss only, with which description the tails of the young Java-cock and of the Indo-China one, confirm, MR. HOUWINK's bird has the tailcoverts as well as the central tailfeathers distinctly glossed with violet, while the Celebes-cock presents a violet gloss on the central tailfeathers but a green one only on the tail-coverts.

The ventral surface of the neck, the breast and all the underparts of BEEBE's typical British India *bankiva*'s are described as uniformly brownish black; so are those of the young Java-cock and of the cock from Celebes in the Leyden Museum, but this description does not fit the Indo-China bird, the undersurface of which is a deep black with a distinct green gloss.

*It is in this respect that MR. HOUWINK's cock differs most from the descriptions of bankiva; its undersurface is strongly mottled with brown, many feathers being distinctly spangled, as in the case of a poor kind of gold-spangled Hamburg. The brown is most developed on the lateral parts of a zone between the breast and the belly, hidden by the wings, where the feathers, although spangled, make the impression of two large brown spots, and on that upper part of the legs which the French call „la cuisse”.*

We have endeavoured to photograph this mottled-spangled condition,

but have not succeeded in finding a plate which was not „colorblind” in regard to the shades of brown and black in question, each and every kind of plate used gave a uniformly colored picture. Mottling is also present on the breast of an adult cock (no. 10 of the Leyden Museum), collected by TEYSMAN in 1878 near Macassar (Celebes) and on the breast of a young cock (no. 39 of the Leyden Museum) from Java, as well, as MR. LOWE informs us, on that of a cock in the South Kensington Museum from Raipur. As far as I know the mottling has in none of these cocks the character of spangling.

The original cock died 1918 and was subsequently badly stuffed, during which process the skin was evidently distended, thus making the animal appear larger than it was during life. Still, as MR. HOUWINK informs me, the animal had grown considerably since he purchased it, which increase in size he ascribes to its grain diet and forced rest in captivity in contrast to its insect- and fruit-diet and constant activity in nature, supposing of course, that the original birds really were *bankiva*'s. This opinion is supported by the large size of the cock (Pl. VII fig. 5) which had been hatched in Rotterdam from eggs imported from Indo-China.

*It results from all this, that MR. HOUWINK'S original cock certainly resembles bankiva more than any other species, even to such an extent, that — supposing it to be a wild bird — it could not be referred to any other species.*

In that case, a taxonomist, would however, probably, on account of the mottled, semi-spangled condition of its undersurface, make a special variety, for instance *Gallus bankiva* var. *variegata* of it, to which he might admit the bird from Raipur in the South-Kensington Museum in London and the specimens with a mottled undersurface of the Leyden Museum althrough these are only mottled, not spangled.

*We must not forget however, that determination of partridge-colored Bantams would also lead us to Gallus bankiva, the cock 191.1 ♂ of MR. HOUWINK'S partridge colored Bantams even agrees in every respect with BEEBE'S descriptoin of bankiva, except that the breast is not uniformly brownish-black, but deep black with a green gloss, and the hackle and saddle-feathers have a black median-stripe. In as much as both these characters occur however among wild bankiva's; there is no doubt that, if a partridge-colored bantam-cock, such as 191.1 ♂ were*

*shot in the jungle, this bird would unhesitatingly be admitted to the species bankiva.*

As it results from this, that domestic-forms of poultry, if their origin were unknown, could easily, but mistakingly, be determined as *bankiva*'s and as the origin of the cock of MR. HOUWINK is unknown, we must look among domestic poultry also for its identification. The question then presents itself: can it be a domestic form pure et simple? I should, personally, exclude this possibility on account of the wild nature of all the descendants of the imported pair, which shows itself, up to the present moment in their behaviour; unlike domestic breeds which especially when they are, as is the case with our „*bankiva*'s", kept in small runs, where they see people constantly, become very tame, our „*bankiva*'s" are very unsociable animals, keeping away from their attendant as much as they can. This seems to me considerable evidence for their having *bankiva*- or other wild blood in their constitution.

Admitting this, the first question which presents itself, on account of the spangled-mottled condition of the feathers of the cock's under-surface, can they be, or at least can the cock be, a cross of a spangled domestic breed with a *bankiva*?

According to LEFEVRE (see PAULA HERTWIG, Der bisherige Stand der erbanalytischen Untersuchungen an Hühnern, Sammelreferat Zschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre XXX. 3. 1923 p. 198), spangling is dominant to the *bankiva*-type, so that our bird could, as far as its under-surface is concerned, be a hybrid between some spangled domestic race and a *bankiva*. As the hen, received with the cock in question, as a pair, shows no trace of spangling however, we would have to suppose, in that case, deliberate deception on the part of somebody through whose hands these birds passed, before MR. HOUWINK got them, unless from a cross spangled  $\times$  *bankiva*, hens very much like *bankiva* could segregate, which of course is, theoretically, possible.

Efforts to trace the origin of MR. HOUWINK'S cock, by means of its morphological characters — always a difficult thing to do — are hampered especially by the fact, that, according to BEEBE, wild *bankiva*-cocks frequently visit the native villages in British India, where they cross with the native poultry and that we have no knowledge of the forms of domestic poultry, present in those villages. That domestic poultry of natives contains many forms, unknown to us in Euro-



pe, we shall see in the Chapter on *varius*-hybrids. Supposing then, our bird to have been imported really from British India, or, what seems more likely from a note in an old notebook of MR. HOUWINK „*bankiva*'s sent from Indie (Sumatra?)", referring to his birds, from the Malay-Archipelago, the question arises: is it likely that a bird, resembling *bankiva* in many respects and derived from a cross with domestic poultry has been sold by a native as pure *bankiva*?

It results from a communication of MRS. and DR. HAGEDOORN, in their book: „The Relative Value of the Processes Causing Evolution", pertaining to *Gallus varius*, that such is very likely. On p. 235 they say:

„Charcoal-burners (in Java) often take a few (domestic) hens with them into the jungle, where they mate with *varius*-males, and produce Bekisars. (Bekisar is the native name for the hybrid of a domestic hen with a *Gallus varius* cock). They claim that female Bekisars, which have no value commercially, are fertile with wild males, and a certain number of the apparently pure *Gallus varius* offered for sale on Java are assuredly produced by a sort of „grading" process", a repeated back-crossing to *varius*-males.

Such a deliberate „falsification-process" as here assumed by the HAGEDOORNS, is likely to occur, because *varius*-males are in great demand for the artificial production of Bekisar-cocks, which are a fancy-product of the Javanese, for which high prices are paid by them.

It is unlikely in the case of *bankiva*'s, as deliberate crossing with *bankiva*'s, as far as we have been able to ascertain is not practiced, but, as DARWIN <sup>1)</sup> mentions that in the Philippines *bankiva*-cocks are kept for their pugnacity by the natives to fight with their domestic game-birds, it is only reasonable to assume, that game-birds occasionally are crossed with *bankiva*'s, so that the possibility of the cock of MR. HOUWINK, being a hybrid of a *bankiva* with Indian game must be considered, as the crossing may have been practised already in the East.

There is however another way in which hybrids strongly resembling *bankiva*'s might easily have been purchased as pure *bankiva*'s from a not too honest native.

As we have seen already (Genetica V. 1. p. 49) there appear in the second generation of the cross of domestic hens with *varius* males,

<sup>1)</sup> Animals and Plants under domestication I p. 248.

so called „bekikko's", birds strongly resembling *bankiva*'s, so that MR. HOUWINK'S cock might be such a bekikko. We therefore have the following possibilities to consider, as to the real nature of MR. HOUWINK'S original cock:

- a) it really is a pure *bankiva*
- b) it is the product of a cross of some spangled domestic breed with a *bankiva*
- c) it is the product of a Malay game crossed with a *bankiva*
- d) it is a case of „reversion" in the second generation (bekikko) of the cross of some domestic breed with *varius*.

Let us see whether the progeny obtained by inbreeding the pair of MR. HOUWINK'S birds, can throw light on this matter. Superficially examined, all the cocks obtained except one, were very much alike and of distinct *bankiva*-habit, closer inspection however revealed minor differences between them, the most important of which may now be enumerated.

1. The  $F_2$  cock 205.1 is much more distinctly spangled than the original cock, some of its hackles and wing coverts even being spangled. This does not appear at first sight because the spangled hackles are covered by the longer unspangled ones. The under surface is quite nicely spangled.
2. The  $F_1$  cock 201.19 is almost uniformly black on its lower surface, the brown being practically confined to the two latteral parts of the „belt" between the breast and the belly, which are hidden by the wings. This bird therefore closely resembles *bankiva*.
3. The  $F_2$  cock 210.10 is still more *bankiva* - like, as far as it undersurface is concerned, where there is hardly any brown except a minute brown tip on a few-breast-feathers, the latteral brown parts of the belt especially being absent. This cock however has decided black median stripes on the saddle-feathers; it also is very close to *bankiva*.
4. The  $F_2$  cock 209.2 is characterised and conspicuous by its almost evenly buff breast color, with but a few faintly spangled feathers and its predominantly buff belly, which however is somewhat more mottled with black, while its legs are yellow.

In order to try to reconcile these facts with a not too diverse origin, we note that DARWIN (l. c. p. 256) mentions, that there exist spangled breeds of Malay game birds, that it is well known that there is a brown-

breasted race of so called English game, closely related to the Malay's, and that BEEBE states that for the production of „bekissars” e. g. hybrids between domestic hens and *Gallus varius*-cocks preferably the red (e. g. brown breasted) and creamcolored Malay game is used as a hen.

Considering the frequency of „reversion”, in the second-generation of the cross Malay game  $\times$  varius, to birds strongly resembling bankiva's, considering furthermore, that the most unbankivian characters present on the original cock of MR. HOUWINK and in its progeny: spangling <sup>1)</sup>, brownish (buff) breast, and yellow legs are all present within the group of game-birds, and that a dominant white Malay-game, such as are used to produce white bekissars may cryptomerously be spangled, brown breasted and have yellow legs, it is by no means impossible that the cock received by MR. HOUWINK as a bankiva has in reality been a segregate from a cross between a Malay-game hen and a varius-cock, and that some smart native, having got an order for junglefowl, considered his ease and preferred to take the worthless and therefore easily obtained „bekikko's” from his village, above the trouble of catching the junglefowl in the wood and pass these bekikko's to the unsuspecting european, who acted as agent to MR. HOUWINK, as real junglefowl.

This possibility even becomes a probability by the appearance of the only, conspicuously aberrant, cock 208.4 ♂ of the F<sub>2</sub> from the cross 201.9 ♀  $\times$  201.19 ♂ <sup>2)</sup>, the latter being, as was mentioned above sub. 2, one of the most bankiva-like cocks obtained from the original pair of birds.

This cock plainly shows the presence of *varius* blood by:

- a) the blunted shape of the tip of most of its hackle-feathers
- b) the very broad black median part of these feathers

<sup>1)</sup> Possibly the spangling may even have been derived directly from *varius*, as BEEBE says that the „neutral plumage of young varius birds is reddish brown mottled and spotted with black”.

<sup>2)</sup> In the list this 201.19 ♂ is marked as a CA animal. The reason for this follows. MR. HOUWINK had given order to pair the imported hen, again with the sonnerat-cock 195.1 and the animals to be borne from this cross had to be marked CA, C at that time meaning Sonnerat, A bankiva. In 1916 some chickens were born from the hen, paired to the Sonnerat-cock of which 4 cocks survived, which were marked CA 5; CA 7; CA 11 and CA 3. As they grew up, it became evident that they were no Sonnerat-hybrids, but evidently the product of the bankiva-cock with which the hen had run before she was put to the Sonnerat-cock, so they received the bankiva-number 201 and CA 7 became 201.19.



- c) the deep black of a particular hue, typical for *varius*, of its under-surface
- d) the violet striped wingcoverts.
- e) the violet and green striped tailcoverts and tail-feathers

*After carefully weighing all available evidence, it seems probable, but it is unfortunately not certain, that the cock 201.1 ♂ received by MR. HOUWINK as a bankiva, was in reality a segregate from the cross Malay game, or a similar domestic hen, with a male varius; it certainly was no pure bankiva.*

B. *The hen 201.2 ♀ (Pl. VII fig. 6)*

Having thus weighed the evidence available as to the probable ancestry of the cock of the original pair, without having been able to obtain any certainty however, we shall now try to determine what the hen of that pair can have been.

According to BEEBE, British India *bankiva* – hens have neckfeathers with a wide black stripe down the centre. In our hen the central stripe is more or less distinctly crossbarred or pencilled or a combination of the two, much like the neckfeathers of one of MR. HOUWINK's partridge colored bantams e. g. 191.4 ♀. Another stuffed partridge-colored bantam hen has the ring J 73 N. M. 1914, a ring of the Dutch Society for marking birds, which allowed us to determine that this bird had been bred by the wellknown breeder of Dutch partridge colored Bantams MR. J. MUR at Loosdrecht. The neckfeathers of this bantam come much nearer to the description given by BEEBE for *bankiva*-hens, although a faint pencilling is visible on the black center part.

A *bankiva*-hen from Wellesley, Malacca, collected by DR. HAGEN and now in the Leyden Museum is intermediate between 201.2 ♀ and BEEBE's British Indian specimens, in so far as the center of the neckfeathers is black, but the outer margin of this central part is somewhat interrupted, so that it gives the impression of being cross barred. A *bankiva*-specimen from Java no. 3 col.. JUNGHUHN 1864 in the Leyden Museum not only shows a distinct crossbarring of some of the neckfeathers, but, moreover those neckfeathers are not pointed, as is characteristic of *bankiva*-neckfeathers, but truncate (Pl. VII fig. 7). The green gloss of the stripe, mentioned by BEEBE, as characteristic for British Indian *bankiva*'s is absent in the birds referred to.

The description: „finely mottled and vermiculated with black” applied by BEEBE to the remaining part of the upper plumage of the British India birds, fits well the Malaccan bird and the Javanese one, but not the hen bought by MR. HOUWINK, in which the black is rather coarse and shows a tendency — a very pronounced tendency even, in some of the feathers of the back — to accumulate in crossbars. Moreover some of the tertiaries are clearly pencilled e. g. they possess a series of two or more concentric lines running parallel to the edge of the feather.

BEEBE does not mention wattles on his British India hens, and MR. PERCY R. LOWE kindly informed us that none of the *bankiva*-hens in the South Kensington Museum has wattles, nor could we find any on the stuffed specimens from Java and Malacca, while VORDERMAN makes no mention of them either in his description of a living Javanese *bankiva* (cf. Genetica V p. 20). As a matter of fact all investigators agree that *bankiva*-hens have no wattles, except BLYTH, who says that they have very small ones. The original bird of MR. HOUWINK has, in the stuffed condition, small, but distinct wattles, considerably larger even than those of the partridge-colored bantam 191.4 ♀.

BEEBE describes the comb of *bankiva* as „sometimes a minute fleshy knob, again a low, inconspicuous nodge or ridge”; the Java specimen of JUNGHUHN shows, in stuffed condition, hardly any comb. VORDERMAN (l. c. p. 20) describes the living, bird as having „rudiments of a comb present”, the stuffed malaccan specimen has the rudiments of one. MR. PERCY R. LOWE again was so kind to examine the *bankiva*-hens in the British Museum and found that all have a minute (shrunken) comb, the largest measuring only 5 mm. The comb of MR. HOUWINK's original bird is, even in the shrunken condition conspicuous and distinctly serrated, 20 mm long and 10 mm high at the distal end, very little smaller than that of the partridge-colored bantam 191.4 ♀.

While both BEEBE and VORDERMAN describe the visible portion of the secondaries as being vermiculated, those of our bird possess broad crossbars on that portion, sometimes very distinct, then again passing into coarse vermiculation. These crossbars are still more pronounced in the Java specimen of JUNGHUHN (Pl. VII fig. 7) and less distinct, but plainly visible, in the case of the malaccan bird.

As we have seen, no less than 24 out of the 53 *bankiva*-hens in the South Kensington Museum have the secondaries more or less distinctly

crossbarred, none of them however so conspicuously as MR. HOUWINK's original hen. The partridge colored bantam 191.4 ♀ also shows this crossbarring, a little less distinct however than MR. HOUWINK's „*bankiva*” does.

*The imported hen 201.2 ♀ then, although quite bankivian in aspect, cannot be considered to be a pure bankiva, on account of its distinct though small wattles, and conspicuous serrated comb.*

What then can it be?

There is no doubt, that it can very well be an ordinary partridge-colored bantam and we would not hesitate to pronounce it to be such a one, if the possibility were excluded, that bekikko-hens, the cocks of which frequently resemble *bankiva*-cocks, could resemble *bankiva*-hens, even in having no wattles and a serrated comb, the first derived from *varius*, the hen of which has no wattles, the latter from their domestic grandmother. Still, although this implies deception on the part of some one through whose hands the birds, received as *bankiva*'s have passed, — we feel pretty sure that the hen received by MR. HOUWINK as a *bankiva*, has been in reality a partridge colored bantam.

Our reasons are that, as we shall see, among the descendants of the pair, sold to MR. HOUWINK as *bankiva*'s, the following aberrations were observed:

- a) legfeathering on some hens
- b) light coloured hens
- c) hens with vermiculated and such with crossbarred secondaries.

*While all these aberrations were also found in a small flock of partridge-colored bantams, consisting of 7 hens and one-cock, belonging to different generations, but all descendents from a single pair, in the possession of and bred by the senior author's neighbour at Velp.*

Concluding then:

*There is no certainty about the real nature of the pair of birds, received by MR. HOUWINK as bankiva's, except in so far that they are not what they were thought to be. The evidence available points with a probability, verging upon certainty, to the hen as an ordinary partridge colored bantam, while if the assurance given, that the birds have been imported from „Indie” can be trusted at least as far as the cock is concerned, the probability is that this cock was a segregate from the cross of a Malay game hen, with a *varius*-cock.*



It is in favour of this last supposition that there appeared among the offspring of the inbred original pair a cock-208.4 ♂ with certain *varius*-characters, as described, it speaks against this supposition that no hens with any *varius*-characters were borne, while such appeared in the cross, to be described, of the hen of the original pair with a *varius*-cock.

As positive evidence e. g. the appearance of a cock with some *varius*-characters among the descendents of the inbred original birds, takes precedence over negative evidence e. g. the non-appearance of hens with *varius*-characters, the birth of that *varius*-tainted cock would be conclusive evidence of the „*bankiva*” cock of MR. HOUWINK, being a segregate from a cross with *varius*, were it not that there is some evidence that domestic poultry, especially the game-breed, which originates from Java, where crossing with *varius* is much practiced, may itself contain *varius*-blood.

The possibility therefore remains that the cock of MR. HOUWINK has not been imported from the East at all, but is a first cross, or a segregate from a cross between some spangled domestic race with a partridge colored bantam cock or with a *bankiva*-cock<sup>1)</sup>.

*The only certainty we consequently have, a certainty which is highly regrettable is that the birds of MR. HOUWINK, thought to be bankiva's, were no pure bankiva's.*

This of course greatly diminishes the value of the results obtained in crossing them with *varius* and with *Sonnerat*, but we hope to show, that, all the same, some results worth recording, have been obtained.

Before proceeding to the description of the crosses we feel in duty bound to give some more particulars about the hens obtained by the inbreeding of MR. HOUWINK's so called *bankiva*'s.

---

<sup>1)</sup> Mr. F. E. Blaauw of 's Graveland kindly informs me that the probability is, that Mr. Houwink's original birds were products of a cross between *bankiva* and black red Game bantams, as such crossing is frequently practised.

## CHAPTER V

## THE RESULTS OF INBREEDING THE COUPLE, OF MR. HOUWINK'S „BAN-KIVA'S" WITH SPECIAL REFERENCE TO THE HENS

From the originally purchased birds were obtained:

*P.* 201.2 ♀ × 201.1 ♂ (the original pair)

F<sub>1</sub> 201.3—201.28 ex *P* 201.2 ♀ × 201.1 ♂ . . . 28 F<sub>1</sub> animals

F <sub>2</sub> 202.1—11	ex F <sub>1</sub> 201.13 ♀ × 201.7 ♂	} . . . 96 F <sub>2</sub> animals
203.1—23	„ „ — 8 ♀ × — 6 ♂	
204.1— 3	„ „ —10 ♀ × —15 ♂	
205.1— 6	„ „ —16 ♀ × —12 ♂	
207.1—13	„ „ — 5 ♀ × —20 ♂	
208.1— 8	„ „ — 9 ♀ × —19 ♂	
209.1—13	„ „ —14 ♀ × —17 ♂	
210.1—10	„ „ —11 ♀ × —21 ♂	
277.1— 3	„ „ —18 ♀ × —15 ♂	
428.1— 6	„ „ — 9 ♀ × — 1 ♂	

F<sub>1</sub>F<sub>2</sub> 612.1— 4 ex F<sub>1</sub> 201.13 ♀ × F<sub>2</sub> 202.6 ♂ . . . 4 F<sub>1</sub>F<sub>2</sub> animals

F <sub>3</sub> 220.1—11	ex F <sub>2</sub> 205.6 ♀ × 205.1 ♂	} . . 35 F <sub>3</sub> animals
221.1— 9	„ „ 203.2 ♀ × 203.15 ♂	
285.1	„ „ 204.1 ♀ × 207.2 ♂	
503.1—14	„ „ 205.2 ♀ × 205.1 ♂	

F <sub>2</sub> F <sub>3</sub> 614.1—4	ex F <sub>2</sub> 428.3 ♀ × F <sub>3</sub> 220.5 ♂	} . . 6 F <sub>2</sub> F <sub>3</sub> animals
„ „	428.6 ♀ × F <sub>3</sub> 220.5 ♂	

F<sub>4</sub> 613.1—3 ex F<sub>3</sub> 503.12 ♀ × 503.10 ♂ . . . 3 F<sub>4</sub> animals

---

172 descendants

Of these 172 birds, and of the original pair feather charts or both feather charts and birds of 92 specimens were, at the time of writing, still available for inspection, to wit:

A. cocks (27 specimens)

Original cock 201.1 . . . . .	1 P cock
F <sub>1</sub> 201.6; 7; 12; 15; 17; 19; 20; 21; 22 . . . . .	9 F <sub>1</sub> cocks
F <sub>2</sub> 202.1; 3; 4; 6. 205.1. 207.1; 2. 208.4. 209.1; 2. 201.1; 3. 277.2 . . . . .	13 F <sub>2</sub> cocks
F <sub>3</sub> 503.1; 10. 220.5 . . . . .	3 F <sub>3</sub> cocks
F <sub>4</sub> 613.3 . . . . .	1 F <sub>4</sub> cock
<hr/>	
27 cocks	

B. Hens (21 specimens)

Original hen 201.2 ♀. . . . .	1 P bird
F <sub>1</sub> 201.3; 5; 8; 9; 10; 13; 14; 16; 18 . . . . .	9 F <sub>1</sub> birds
F <sub>2</sub> 202.2. 203.2; 3. 204.1. 205.2. 208.1; 2; 3. 209.3; 4 . . . . .	10 F <sub>2</sub> birds
F <sub>3</sub> 220.1 . . . . .	1 F <sub>3</sub> bird
<hr/>	
21 hens	

C. Backcrosses males and females (6 specimens)

F <sub>1</sub> P 428.3 ♀; 6 ♀ . . . . .	2 hens
F <sub>1</sub> F <sub>2</sub> 612.1 ♂; 4 ♀ . . . . .	1 hen + 1 cock
F <sub>1</sub> P F <sub>3</sub> 614.3 ♂; 4 ♂ . . . . .	2 cocks
<hr/>	
3 hens + 3 cocks	

D. Juvenile birds and chicks (38 specimens)

F <sub>1</sub> 201.23; 25; 26; 28 . . . . .	F <sub>1</sub> 4 juveniles
F <sub>2</sub> 504.16; 17; 18; 19; 20; 21; 22. 203.4; 5; 6; 7. 205.4. 207.3; 4; 5; 6; 7?; 8; 9. 208.5; 6; 7; 8. 209.5; 6; 7; 8. 210.2; 10 . . . . .	F <sub>2</sub> 29 juveniles
F <sub>3</sub> 220.9; 221.7; 8. 503.9. 285.1 . . . . .	F <sub>3</sub> 5 juveniles
<hr/>	
38 juveniles	

The first aberrant form which came into our hands, while examining the stuffed specimens, was an exceptionally large hen: F<sub>1</sub> 201.10. As PROF. PUNNETT informed us, that he knew of but one case in which a large bird had originated from a small race e. g. in a small intermediate



strain from a Sebright-Hamburg cross, made by him, the bird was again examined and it turned out that the exceptional size was a post-mortem modification due to extension of the skin, while stuffing; the neck especially had been very unnaturally elongated. Measures taken of the wings, proved these to be of the same size as those of the other descendents, so that the bird, after all, had no abnormal size at all.

A very peculiar aberration had been noted already by MR. HOUWINK and the junior author, when the birds were still in Meppel: the appearance of a few chicks with leg-feathering. As none of the wild species of *Gallus* are reported to have legfeathering and as MR. PERCY R. LOWE kindly informed us, that no trace of leg-feathering, even after especial attention was given to this point, could be discovered on any species of *Gallus* in the South Kensington Museum, the appearance of this character in the descendents of the birds of MR. HOUWINK, both of which were clean-legged, looked very much like a mutation, as legfeathering among domestic poultry is generally looked upon as a dominant character. A perusal of the literature however taught us that PUNNETT and BAILY<sup>1)</sup> had shown that legfeathering may be cryptomerously present in apparently clean-legged birds. In the cross of a Gold pencilled (recte: crossbarred) Hamburg with Langshan, of which the first race has clean, the latter feathered legs, there appeared in the  $F_1$  one clean-legged bird and 11 featherlegged ones.

This clean-legged bird, a hen, however, behaved on crossing as though she had feathered legs. With her featherlegged brother she produced 55 chickens of which those with feathered legs were almost exactly 3 times as numerous as those with clean legs.

In the following year she was mated with a pure cleanlegged Hamburg; of the 25 chicks produced, 13 had feathered and 12 had clean legs, so that „feathered leg” evidently differs from clean leg in a single factor.

PUNNETT concludes that „occasionally a heterozygous bird, may fail to put up any leg-feathering”.

The first record of a chick with leg-feathering among MR. HOUWINK's „bankiva's”, dates from 1918; it was noticed in the 3d generation (experiment 503), children of the  $F_2$  birds 205.2 ♀ and 205.1 ♂, both recorded as clean-legged.

---

<sup>1)</sup> Journal of Genetics Vol. 7 1918 p. 209

Of the 14 chicks of this generation, the following were recorded as legfeathered:

503.3 (faintly) 503.9; 503.11; 503.12 so that but 4 had feathered legs against 10 clean legs.

Subsequent examination of the stuffed material however, showed that leg-feathering had occurred earlier already, but had been overlooked, as it is often present in a reduced form only, so that we should not like to lay much stress on the proportion recorded above.

It was then found that the following stuffed chicks still present, had distinct legfeathering or traces of it, usually rather high up on the shanks

F <sub>2</sub> 205.4	ex 201.6 ♀ × 201.12 ♂
207.7	} ex 201.5 ♀ × 201.20 ♂
207.9	
208.7	ex 201.9 ♀ × 201.19 ♂
208.8	
210.x	ex 201.11 ♀ × 201.21 ♂

All these chicks died young, and as not all chicks born were preserved, it is impossible to say in which proportion leg-feathering appeared in F<sub>2</sub>.

In all cases observed, the leg-feathering was confined to the shanks and did not reach to the base of the outermost digit. It was consequently of the same kind as that observed by PUNNETT (*Heredity in Poultry* p. 180) in crosses of Game bantams with clean-legged strains, in which it occasionally turns up. Of the mode of inheritance of this kind of leg-feathering as yet very little is known and we are unable to add more to this very limited knowledge than that the only bird with legfeathering 503.12 ♀ which reached adult age, mated with her clean-legged brother 503.10 ♂, gave 3 chicks recorded as clean-legged. No cock with leg-feathering was obtained while inbreeding the „*bankiva*'s" of MR. HOUWINK, and the only other cases recorded are two descendants of the „*bankiva*" × *Sonnerat*-cross e. g. 633.3 ♀ and a one day chick of unknown sex 276 without decimal number.

*Further aberrations observed* were two hens 209.3 and 209.4 with the black very much reduced, it being present only on the neckfeathers, and on part of the wing-and tailfeathers; all the same the mottled appearance of the black remains, but the animals have a washed out appearance. Both animals have serrated combs and small but distinct wattles.

Of the two, 209.4 has dark legs and its undersurface is buff, of a mottled appearance, because some of the feathers are *spangled* with dark brown, instead of with black, as is usually the case with spangled animals, some spangling also being present on the back.

The other, 209.3 has yellow legs and its undersurface is uniformly buff with no trace of spangling.

All these animals still show vermiculation, while such vermiculation is absent in the case of the very light wheaten-colored hens 208.3, 428.3 and 428.6 or nearly absent.

The stuffed hen 208.3 Pl. VIII fig. 2 and 5 (and the other two are very much of the same type) has the neck and head brown, while its back and lower surface is a whitish buff (wheaten), some feathers being spangled with the darker buff. Black occurs only in the central part of the neckfeathers, in the primaries and in the secondaries of the wings and in the tailfeathers; one might speak of acromelanism of these birds.

From all this it follows that a great many factors are at play and make up the ordinary partridge color.

We might *imagine*, a lot of work will be necessary to really make the analysis, that the following color factors are present:

- A. a factor for pale buff
- B. „ „ „ buff
- C. „ „ „ brown
- D. „ „ „ black.

that besides, there are present the following distribution factors:

- E. a factor causing a vermiculation of the feathers
- F. „ „ limiting the black to the feathers of the neck, wings and tail.
- G. a factor extending the black to all of the upper part
- H. „ „ causing spangling.

We only speak of factors here to show how complicated the partridge color of a hen must be.

Besides, there are doubtless other factors present in our birds, as some have clean legs, others feathered ones, some have dark legs, other yellow ones, some have serrated combs, others rudimentary ones, some have wattles, others have not. Of these latter factors the following combinations have been observed:

- a. serrated comb and wattles both present (the great majority)
- b. serrated comb but no wattles (e. g. 204.1 ♀)



c. rudimentary comb no wattles (e. g. 208.2 ♀).

And even then the number of factors is by no means exhausted as some birds show a white shaftstripe of the feathers of the back, of the breast or of both, while in others this white shaftstripe is absent; as some have red and other more or less white in the earlappets, as some have crossbars on the secondaries and others have not.

Moreover, while most of the chicks were of the ordinary *bankiva*-pattern, as described by BEEBE, very much like the one pictured in fig. 4, Pl. XI of PUNNETT's Heredity in Poultry 1923, others were pale brown, yellow, whitish yellow or even white.

The records are insufficient to say definitely what effect this different down color had on the adult birds; the brown and pale brown chicks probably had very much the same plumage when adult, and even the yellow ones may not have had a very different color when adult, but this cannot be stated with any degree of certainty. We know that the white chick born in the experiment 208 developed to the wheaten-colored bird with the black limited to the neck, wings, and tail, n°. 208.3 described above, and that the 2 whitish yellow chicks of the experiment 209 developed to the washed-out hens 209.3 and 209.4 also described above. The first plumage of the chicks is very generally, but not always cross-barred, frequently in a very regular way (Pl. VIII fig. 1) suggesting the crossbarring of such breeds as „pencilled” Hamburgs. I have been unable to get definite information as to of the appearance of the first plumage of our domestic poultry, but myself have seen crossbars on some juvenile feathers of partridge bantams and on those of young cocks of *Gallus lafayetti*; while MR. LOWE, as has been said, found crossbars on the wingfeathers of some *bankiva*-chicks in South-Kesington. I have no information as to the first plumage of *Sonnerati*, while BEEBE mentions crossbars in the case of juvenile plumage of *varius*. Very likely crossbarring of first plumage is very general, not only among *Gallus* but also among other *Phasianidae*, as it is present f. i. in the case of *Phasianus colchicus*.

(To be continued).



Fig. 1. Young *Bankiva* cock from Java coll. Vorderman. Fig. 2. Mr. Houwink's original „bankiva” 201.1♂. Fig. 3. Houwink's „bankiva” 201.19♂. Fig. 4. *Bankiva* from Celebes coll. Platen. Fig. 5. *Bankiva* hatched from Indo-China eggs coll. Hagen, hatched in the Zoological garden at Rotterdam. Fig. 6. Mr. Houwink's original „bankiva” 201.2♀. Fig. 7. *Bankiva* ♀ from Java coll. Junghuhn 1854 showing cross-bars on the secondaries and truncate neckfeathers.

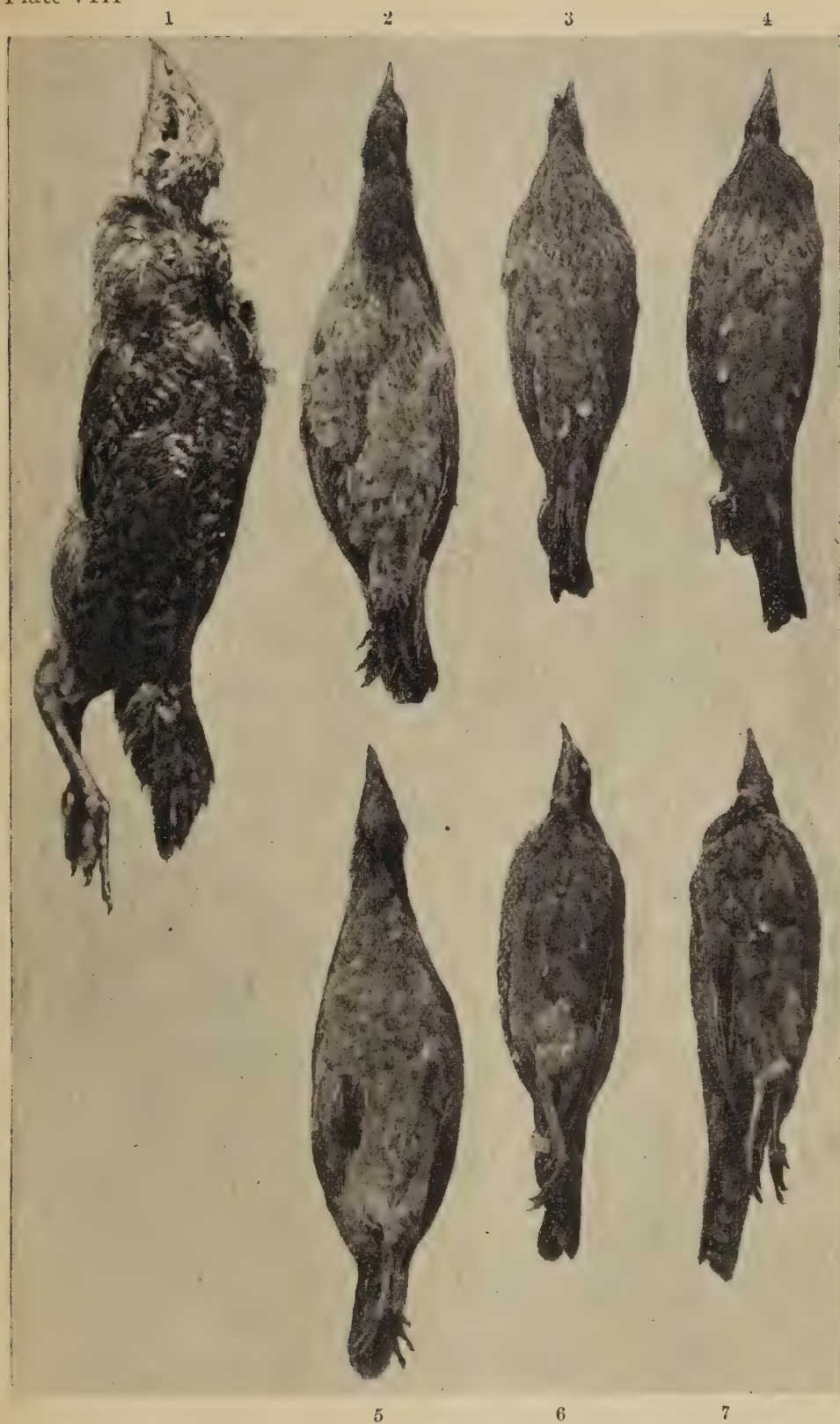


Fig. 1. „Bankiva”-chick showing crossbarred first plumage. Fig. 2. „Wheaten-colored” hen, 208.3 seen from above. Fig. 5. The same hen from below. Fig. 3. (209.3) and Fig. 4 (209.4) „washed-out” hens seen from above. Fig. 6 and Fig. 7 the same hens from below.





## BOEKBESPREKING

E. BRAINERD and A. K. PEITERSEN, *Blackberries of New England-Their Classification*. Vermont Agricultural Experiment Station. Bulletin 217. June 1920.

Zoowel in Amerika, als in Europa, zijn de opvattingen omtrent de systematiek der bramen, bij verschillende autoriteiten verschillend. Om slechts twee voorbeelden te noemen: BLANCHARD telt onder de New-England bramen 35 soorten en 5 variëteiten, terwijl BAILEY deze alle tot één soortsgroep brengt; SUDRE meent, dat in heel Europa slechts 110 soorten groeien, terwijl ROGER voor Engeland alleen 100 *Rubus*-soorten aanneemt.

Als oorzaken van een zoo groot verschil in opvattingen beschouwen de auteurs:

- 1°. een te groot vertrouwen in herbarium-exemplaren en het ontbreken van een voldoende studie der levende planten in het veld en in cultures in den tuin.
- 2°. Gebrek aan begrip voor het feit dat variaties in verondersteld specifieke kenmerken maar al te vaak niets dan modificaties door de omgeving zijn.
- 3°. Geheel onvoldoende appreciatie van de mate waarin *Rubus*-soorten in het wild bastardeeren en onvoldoende kennis van de wetten der erfelijkheid;

Wat de rol der bastardeering betreft zeggen de auteurs:

„It seems to us that it is no longer a question of whether or not new species of blackberries are produced in the wild through natural hybridization but rather that it is a question whether hybridization is not the primary or only factor in the production of new species within this group. If new forms are developed by natural hybridization within the genus *Rubus* — an inference which the evidence at hand supports — it may be that it is also a very important factor in the evolution of plants within other groups”.

Na zorgvuldige studie komen de auteurs tot de volgende conclusie:

Er zijn in Nieuw-Engeland 3, vrij goed gekenmerkte, groepen van bramen, ieder van deze omvat 4 soorten. [Als soorten beschouwen de auteurs, goed van elkaar onderscheiden vormen, die zaadvast zijn].

De eerste dezer groepen, de „high-bush group” bevat de soorten: *R. allegheniensis* Porter, *R. argutus* Link, *R. pergratus* BLANCHARD en *R. frondosus* BIGELOW. Deze soorten hebben rechtopgroeïende stengels en pubescente bladeren.

Sterk contrasteert met deze, de groep der dauwbramen met *R. hispidus* L., *R. flagellaris* WILLD., *R. enslenii* TRATT. en *R. baileyanus* BRITTON. Deze hebben kruipende stengels, trifoliolate bladeren en corymbose inflorescentie's.

Eenigszins intermediair tusschen deze beide groepen en toch duidelijk van ieder van deze verschillend, zijn de half-rechtopgroeïende soorten: *R. setosus* BIGELOW, *R. vermontanus* BLANCHARD, *R. elegantulus* BLANCHARD en *R. canadensis* L. Deze hebben gladde stengels en bladeren.

Alle andere vormen van *Rubus* in Nieuw-Engeland zijn kruisingsproducten van deze 12 soorten; voor verschillende vormen is dit experimenteel bewezen, terwijl „in more than 30 different combinations of New England blackberries that were cross pollinated, not one failed to produce viable seeds. This would indicate that they are all capable of cross-fertilization if given a chance.” Apogamie komt bij de New England Rubi niet voor.

Bovengenoemde 12 soorten en 13 bastaarden worden afgebeeld en beschreven, en Nieuw-Engeland vindplaatsen van 32 andere bastaarden gegeven; in het geheel dus: 12 soorten en 45 bastaarden, benevens 5, als soorten beschreven, vormen welker aard niet duidelijk is.

Een plaat toont de sterke modificeerbaarheid van *Rubus allegheniensis*  $\times$  *frondosus*, een andere, twee planten uit een zaaisel van denzelfden bastaard die het character der beide ondertypen, vertoonen, een andere toont dat *R. allegheniensis* ongeveer 96%, en *R. hispidus* minder dan 10%, goed pollen heeft, terwijl weer een andere de stengel-kenmerken der 12 erkende soorten afbeeldt. Ten slotte, wordt een diagram van de soorten en hun bastaard-verbindingen gegeven. L.

---



B. M. DAVIS. *Species Pure and Impure*. Science Febr. 3. 1922. Vol. LV pp. 108—114.

De auteur begint met te zeggen, dat er in den laatsten tijd, vele typen van planten bekend zijn geworden, die hun type geheel of in hoog percentage reproduceeren en toch bastaarden zijn. Toch meent hij, dat ook deze, soorten mogen genoemd worden (Referent verschilt hierin met hem van meening: het zijn linneonten, geen soorten). Hij wil ze onzuivere soorten noemen, in tegenstelling met zuivere soorten, die — en dit is juist — in de natuur nauwelijks voorkomen. Hij definiëert de zuivere soort, als „homozygous for all genes responsible for the species characters other than those of sex” en de onzuivere soort als een vorm, „the germ-plasm of which in the diploid condition, carries different sets of genes affecting characters other than those associated with sex”. Het verschil tusschen een onzuivere soort en een bastaard, is dat de eerste weinig of geen blijk geeft van segregatie der contrasteerende genen, de laatste sterk splitst. „The true breeding of an impure species must be due to the fact that only favored types of gametes are able to produce in conjugation vigorous zygotes capable of successful development. Further more, such favored gametes must carry between them those genes which in combination will reproduce the impure heterozygous germinal constitution of the parent stock”.

Zoo'n onzuivere soort is b.v. *Oenothera Lamarckiana*, een andere, experimenteel door bastardeering verkregene, is DAVIS' *Oenothera neo-Lamarckiana* en ook MORGAN's *Drosophila* is een onzuivere soort. Daarentegen schijnt een ras van *Oenothera franciscana*, door DAVIS geïsoleerd, een zuivere soort te zijn en . . . deze muteert niet. Het overeenkomstig gedrag, in vele opzichten, tusschen *Oenothera* en *Drosophila*, berust vermoedelijk op de aanwezigheid van „balanced lethals” bij deze twee onzuivere soorten.

„An entirely new conception of mutation phenomena has grown up with a meaning very different from that of the past. *Oenothera* material, selected by DE VRIES on the assumption that it illustrated mutation in a pure species, proves to be highly impure and in genetical constitution exceedingly complex” . . . . Of particular import is the expectation that lethals most frequently owe their presence to heterozygous conditions since the mixing of diverse germ-plasma seems likely to lead to the breaking down of delicate and vital adjustments in proportions

relative to the degrees of protoplasmic confusion, and this means chemical and physical disturbance."

De auteur wijst dan op het feit, dat zelf steriliteit — een zeer gewoon verschijnsel bij planten — en bastardeering het ontstaan van onzuivere soorten bevorderen en dat deze algemeen zijn, vooral onder de Composieten „that most successfull assemblage, frequently cited as the climax group of plant evolution" en eindigt:

„With the data before us on the widespread occurrence in Nature of impure species we wonder what will be the reaction of systematic botany. It will be impossible for the manuals to include the many hundreds of lines which the geneticist may isolate as impure species although they may be definite units of floras. There will be little satisfaction in attempts to identify in the field races which can only be established by experimental studies of the garden. Are these impure species to be grouped for convenience as collective species, regardless of their true positions and relationships? Truly the paths of the systematist and ecologist have not been made easier by the progress of genetics.

L.

---

J. A. HONING. *Canna Crosses I*. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool te Wageningen. Deel 26. Artikel 2. p. 1—55 met 4 gekleurde en 4 zwarte platen.

HONING kruiste *C. glauca*  $\times$  *C. indica* en kreeg, na vele vergeefsche pogingen, slechts één goed zaad; de reciproke kruising gelukte niet. De geheele  $F_1$  bestond dus uit één enkele plant. Terwijl in Sumatra de zwarte kleur van de zaadhuid van *C. indica* over de bonte (bruin en zwart) van die van *C. glauca* bijna volkomen domineerde, bleek deze kleur, bij in Europa gevormd, zaad zoo sterk verminderd te zijn, dat de bonte spikkeling zichtbaar was en men nauwelijks van domineeren kon spreken. Zeer eigenaardig was verder, dat terwijl in Sumatra *C. indica* de langste der beide soorten ( $\pm 2$  M.) was en *C. glauca* de kortste ( $\pm 1$  M.) het omgekeerde in Europa het geval bleek te zijn. En daar de  $F_1$  lang bleef, kon men zeggen dat de beide typen, ten opzichte van dominantie en recessiviteit van plaats verwisseld hadden. Nog eigenaardiger misschien, was dat in de  $F_2$  (1168 zaailingen, van welke echter vele stierven, voor zij bloeiden) de verhoudingen waarin de verschillende typen optraden voor het zelfde kenmerk in verschillende zaaisels sterk

van elkaar verschilden, niettegenstaande de  $F_2$  slechts uit één plant bestond en dus alle zaden van één individu afstamden. Bovendien waken de gevonden verhoudingen soms zoo sterk van de verhoudingen af, die verwacht konden worden, indien onafhankelijk mendelen had plaats gegrepen, dat deze met geen mogelijkheid tot Mendel-verhoudingen gereduceerd konden worden. Wat de „variabiliteit” der splitting in verschillende zaaisels betreft, bleef het onzeker of deze door onregelmatige chromosomenverdeling, al of niet door differentieele bevruchting of differentieele dood van gameten of zygoten gevolgd, veroorzaakt werd. Lethale factoren werden gevonden. Binnenkort hoopt de auteur eenige cytologische gegevens te kunnen publiceeren. Onder de overige merkwaardigheden verdient vermelding, dat terwijl *C. indica* in alle factoren, die onderzocht konden worden, homozygoot werd bevonden, *C. glauca* in meerdere factoren heterozygoot bleek te zijn. Deze waren de factoren: D een factor, die de roode kleur door andere factoren veroorzaakt, intenser maakt, J een factor voor diepere kleuring der nerven, K een der factoren, verantwoordelijk voor de waslaag op de bladeren van *C. glauca*, P een intensiveeringsfactor voor centrale kleuring, en de factoren Q en R. R is een factor, die in homozygoten toestand roode vlekken in gele bloemen veroorzaakt, die over de geheele breedte van het staminodium verspreid zijn en in heterozygoten toestand zulke vlekken alleen op het midden-gedeelte van het staminodium, en Q een, waarschijnlijk met R gekoppelde, lethale factor, die in homozygoten toestand, alle RR planten doodt.

*Canna glauca* is dus een heterozygote „soort”. Voor verdere bijzonderheden moet naar de origineele publicatie verwezen worden. Het ware van veel belang te weten of beide soorten hetzelfde aantal chromosomen hebben, of wel in chromosomengetal verschillen. L.

---

ISSAJEW (W.). 1923. *Vererbungsstudien an tierischen Chimaeren*. Biol. Centralblatt Bd. 43. p. 115.

Dit is een korte mededeeling over een belangrijk onderzoek, waarvan men wenschen mag, dat ook de uitvoerige publicatie buiten Rusland zal verschijnen. Voor verkrijging van dierlijke entbastaarden, werd zeer geschikt materiaal gekozen, namelijk de zoetwaterpolyp, waarvan ISSAJEW twee soorten, *Hydra vulgaris* en *Pelmatohydra oligactis*, tot



versmelting bracht. Dit gebeurde, hetzij door overlangsche slijting en aaneenvoeging der heterogene helften (complantatiechimaeren genoemd), hetzij door de eene polyp in de holte van de andere te plaatsen (associatiechimaeren), hetzij door beide soorten in kleine stukken verdeeld, met elkaar te mengen en te laten vergroeien (dissociatiechimaeren).

*Hydra vulgaris* was door de roode vleeschkleur, ook door verschil in bouw van tentakels en voet, gemakkelijk van *Pelmatohydra* te herkennen. Bij alle entproeven ging de roode *vulgaris*soort langzamerhand verdwijnen, haar elementen werden vervangen door die van *Pelmatohydra*, ten slotte ook de tentakels. Bij knopvorming van zulk een chimaere, waaraan *Hydra vulgaris* geheel niet meer te herkennen is, blijkt echter, dat er twee soorten van knoppen komen, nl. weer typische *Hydra vulgaris* en typische *Pelmatohydra oligactis*. Dit is te verklaren door de aanwezigheid van interstitiële cellen onder het ektoderm, die uit een mengsel van beide soorten bestaan, aan welke cellen de knoppen te danken zijn. Bij een deel dier knoppen, die er aanvankelijk als *Hydra vulgaris* uitzien, komt later een ander karakter voor den dag, dat noch aan *Hydra vulgaris* noch aan *Pelmatohydra oligactis* eigen is en — omdat het nog het meest aan den laatsten vorm herinnert, *oligactoid* wordt betiteld. Deze nieuwe vormen, die dus synthetisch uit *Hydra vulgaris* en *Pelmatohydra oligactis* zijn opgebouwd en dus volgens ISSAJEW als vegetatieve soortsbastaarden zijn te beschouwen, bleken een heterozygoot karakter te hebben.

Bij knopvorming van de *oligactoid*e *Hydra* kwamen ook weer twee verschillende vormen, nl. *Hydra vulgaris* en de *oligactoid*e *Hydra* zelf te voorschijn in een verhouding van ongeveer 2 : 1. Dit bleef zoo in de volgende generaties, totdat in de zesde plotseling weer *Pelmatohydra oligactis* volkomen zuiver werd afgesplitst.

Hoe ISSAJEW zich de verdeling der erfelijke factoren in de interstitiële cellen dezer gemengde vormen voorstelt, zal wellicht uit zijn uitvoeriger publicatie blijken.

M. A. VAN HERWERDEN.

---

F. W. OLIVER, *Spartina problems*. Annals of Applied Biology Vol. VII no. 1, Sept. 1920.

Een eeuw geleden was de eenige, in Europa voorkomende, *Spartina*-

soort: *S. stricta*. In 1829 voegde zich bij deze: *Spartina alterniflora*, van welke men veronderstelt, dat zij door Amerikaansche schepen is ingevoerd. Haar voorkomen in de buurt van Southampton en aan de monding der Adour in het zuiden van de golf van Biscaye was aan de plantengeographen van het midden der vorige eeuw wel bekend.

In 1870 verscheen, in de buurt van Southampton, een derde soort: *Spartina Townsendi*. Deze soort is nergens anders ter wereld bekend dan in Southampton, waar zij is ontstaan en in de naburige wateren, waarin zij sinds dien is binnengedrongen. Er is geen reden om haar als een ingevoerde plant te beschouwen, integendeel: zij moet ter plaatse zijn ontstaan. Dr. STAPF houdt haar voor een natuurlijken bastaard tusschen *S. stricta* en *S. alterniflora*, eene veronderstelling, die gesteund wordt door het feit, dat aan de monding der Adour, bij Bayonne, waar, evenals bij Southampton, *S. stricta* en *S. alterniflora* naast elkaar voorkomen, een nieuwe vorm: *S. Neyrautii*, die veel overeenkomst met *S. Townsendi* vertoont, verschenen is. De meest voor de hand liggende veronderstelling is dus, dat beide vormen spontane bastarden zijn die verschenen zijn op de eenige plaatsen, waar zulks mogelijk is, nl. op de eenige bekende plaatsen, waar de twee ouder-soorten naast elkaar groeien. Ook spreekt voor de bastaard-natuur van *S. Townsendi* haar buitengewoon krachtige groei en buitengewoon snelle verspreiding. Opheldering echter behoeft nog het feit, waarom zij, als zij werkelijk een eerste generatie-bastaard is, en door zaad wordt voortgeplant constant is. [Apogamie zou dit natuurlijk geredelijk verklaren (Ref.)].

*Spartina Townsendi* groeit het best op zachte modderbanken ongeveer 3 voet onder hoog water. Vóór haar verschijning groeide op deze banken in de buurt van Southampton hoofdzakelijk zeegras (*Zostera*). Met de verschijning van *Spartina* verdwijnt *Zostera*, naarmate de *Spartina*-bundels dichter worden. Eerst verschijnen enkele geïsoleerde planten op de hogere gedeelten der modderbanken; dit zijn vermoedelijk zaailingen; ieder van deze verspreidt zich in alle richtingen door middel van stolonen en vormt zoo een cirkelvormige of ellipsoidale zode, die in alle richtingen ongeveer 2—3 voet per jaar groeit, zoodat spoedig heele weiden van *Spartina Townsendi* ontstaan. De bloei duurt van Juli tot November, met een maximum in September, gewoonlijk wordt weinig zaad gevormd, in sommige jaren echter meer. *Spartina* is een modder-bindende plant par excellence, en kan het oppervlak der modderbanken met 10—12½ cM. per jaar doen rijzen. Behalve daar

waar de *Spartina*-weiden de kust naderen, vormen zij een rein-cultuur zonder bijmenging van andere halophyten, zij bindt de modder zoo vast, dat men, betrekkelijk veilig, over een *Spartina*-wei kan lopen.

*Spartina Townsendi* heeft zeker waarde voor landaanwinning en kan, door afsluiting van vaargeulen, anderzijds een gevaar worden voor de scheepvaart. Bij Clevedon (Somerset) en bij Sheerness heeft men haar — met success — aangeplant als kustbescherming. Voor dergelijke doeleinden is zij verzonden naar Nieuw Zeeland, Australië, Z.-Amerika en andere ver verwijderde plaatsen. Deze belangstelling in *Spartina Townsendi* van landen overzee, met het oog op landaanwinning, uit zich in toenemende aanvraag. Mocht men hier te lande een proef willen nemen, dan wende men zich tot Lord MONTAGU of BEAULIEU, die bereid is tot toezending.

*Spartina Townsendi* wordt door paarden, schapen en vee gaarne gegeten, geeft echter een onaangename smaak aan de melk en is een gemakkelijk reserve-voedsel, daar het den geheelen winter door groen blijft en dus, naar behoefte, gesneden kan worden. Proeven om het gras voor papier-fabricage te gebruiken, worden genomen, de gemiddelde opbrengst is twee ton droog gewicht per acre. L.

---

WALTER SCHEIDT. *Einführung in die naturwissenschaftliche Familienkunde*. J. F. LEHMANN's Verlag. München 1923. 215 blz. f. 3.15 (geb. f. 3.75).

Familiewetenschap of familieanthropologie is een beschrijvende wetenschap van de familie met het doel, om materiaal te zijn voor de erfelijkheidsleer; ze is een hulpwetenschap van deze.

De lichamelijke eigenschappen van de leden van de familie worden beschreven met het oog op betrekkingen van bloedverwantschap. Daarom moeten steeds alle leden van de familie vermeld worden.

In het algemeene deel worden de regels voor dergelijke familieaanteekeningen besproken en wordt de beteekenis van aanleg, milieu en ras kort uiteengezet. Verder bevat dit deel een uitvoerige samenstelling van de erfelijkheid van verschillende eigenschappen van den mensch.

Het tweede deel behandelt uitvoerig de wijze, waarop familieregisters moeten worden ingericht. Schr. ontwerpt een plan, om zoo veel mogelijk menschen tot dit belangrijke werk op te wekken endeelt mee, hoe men in München werkzaam is. Het boek heeft een smaakvol uiterlijk.

G. P. FRETS.



## WIJZE VAN UITGAVE

**GENETICA** verschijnt in twee-maandelijksche afleveringen, waarvan 6 een deel vormen tot een omvang van 36 vel druks.

Verhandelingen, samenvattende overzichten, kritische besprekingen van nieuwe literatuur, boeken en overdrukken ter bespreking, betrekking hebbende op onderwerpen uit de erfelijkheids- en afstammingsleer zoowel als op verwante takken van wetenschap, worden gaarne ingewacht door de Redactie, **Dr. J. P. Lotsy, Arnhemschestraatweg 14, Velp (Gld.)** Voor alle zaken, de uitgave betreffende, wende men zich tot de firma **MARTINUS NIJHOFF** te 's-Gravenhage.

Voor oorspronkelijke Verhandelingen is in den regel 3 vel druks beschikbaar, voor overzichten 1 à 2 vel en voor besprekingen, behalve van groote werken, 1 bladzijde. Het honorarium bedraagt f 20.— per vel druks, waarbij tekstfiguren en tabellen als tekst berekend worden. Meer dan 10 overdrukken worden tegen den kostenden prijs in rekening gebracht.

Alle bijdragen in **GENETICA** worden in de Nederlandsche, Duitsche, Engelsche of Fransche taal geschreven; aan oorspronkelijke Nederlandsche Verhandelingen moet door den schrijver een kort uittreksel in een andere taal toegevoegd worden.

Van Verhandelingen wordt steeds een proef en revisie, van overzichten en besprekingen slechts op uitdrukkelijk verlangen revisie gezonden. Men wordt verzocht de proef of revisie, welke afgedrukt kan worden, onmiddellijk te doen toekomen aan de Redactie.

Ter vermindering van onnoodige correctie-kosten wordt men verzocht bijdragen persklaar, in duidelijk leesbaar, zoo mogelijk schrijfmachine-schrift, in te zenden op aan één zijde beschreven papier.

---

**MARTINUS NIJHOFF**  
BOEKHANDEL — 's-GRAVENHAGE

---

VOORHANDEN:

**R. C. PUNNETT**

**Erfelijkheid  
bij  
Hoenders**

UIT HET ENGELSCH VERTAALD

1923. 152 blz. f 4.60.

**NAAMLOOZE VENNOOTSCHAP  
VAN DE GARDE & CO'**

**DRUKKERIJ  
ZALT-BOMMEL**

---

HOOFDWERK:

HET GEREEDMAKEN VAN  
WETENSCHAPPELIJKE  
WERKEN IN VERSCHIL-  
LENDE TALEN.



DE MEEST UITGEBREIDE,  
OOK TABELLARISCHE  
WERKEN, GEVEN WIJ  
IN HUN GEHEEL IN  
PROEF

---

MARTINUS NIJHOFF - BOEKHANDEL - 's-GRAVENHAGE

---

VOORHANDEN:

**H. C. SAMPSON**

**THE COCONUT PALM**

**THE SCIENCE AND PRACTICE OF COCONUT  
CULTIVATION.**

1923. Royal 8vo XVI and 262 pp. With 13 coloured and 33 black  
plates and 2 graphs, showing seasonal variations.

Bound in cloth f 21.—

---

**H. VAN RIJMENAM = 's-GRAVENHAGE**

TEL. H: 2157

**Speciaal adres voor LUXE BINDWERK**

DEEL V. AFL. 5—6

SEPT.—NOV. 1923

# Genetica

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

ONDER REDACTIE VAN

DR. J. P. LOTSY



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF

1923



## INHOUD

	Blz.
ZUR ERBLICHKEIT DER KOPFFORM, von ALETTE SCHREINER . . . . .	385
NICOTIANA DEFORMIS N. SP. UND DIE ENZYM-THEORIE DER ERBLICHKEIT von J. A. HONING (mit 13 Figuren auf 2 Tafeln). . . . .	455
A NEW DOMINANT COLOR PATTERN AND COMBINATIONS THAT BREED TRUE IN THE GROUSE LOCUSTS, by ROBERT K. NABOURS (with one coloured plate)	477
EINE AUFFALLENDE LINSEN-WICKENBASTARDIERUNG, von C. FRUWIRTH . . . . .	481
AKKLIMATISIERUNG UND DEKLIMATISIERUNG, von G. WOLDA. (mit 26 Figuren auf 2 Tafeln) . . . . .	497
BOEKBESPREKINGEN . . . . .	527
<p style="margin-left: 40px;">R. GOLDSCHMIDT, Einführung in die Vererbungswissenschaft, door M. J. SIRKS. — G. JUST, Praktische Uebungen zur Vererbungslehre für Studierende, door M. J. SIRKS. — H. KNIEP, Untersuchungen über den Antherenbrand, door J. P. LOTSY. — W. E. DE MOL, De wetenschappelijke beteekenis van de veredeling der Hollandsche bloembolgewassen, Eerste deel, door J. P. LOTSY. — W. F. WASSINK en C. PH. WASSINK—VAN RAAMSDONK, Erfelijkheid van kanker, door M. A. VAN HERWERDEN.</p>	
INDEX. . . . .	534

---

## BERICHT

- Dorénavant „Genetica” publiera les *articles originaux* en Allemand, Anglais, Français ou Hollandais, selon le choix des auteurs.
- In future *original articles* for „Genetica” can be written in Dutch, English, French or German according to the preference of the authors.
- Künftighin können, nach Wahl der Autoren, *Originalmitteilungen* in „Genetica” Deutsch, Englisch, Französisch oder Holländisch abgefasst werden.
-

## ZUR ERBLICHKEIT DER KOPFFORM

von

ALETTE SCHREINER

aus dem anatomischen Institut zu Kristiania, Norwegen

In Verbindung mit einer anthropologischen Untersuchung eines Jahrgangs von Rekruten aus ganz Norwegen habe ich mit meinem Manne, dem Professor der Anatomie zu Kristiania K. E. SCHREINER, zusammen eine mehr eingehende Untersuchung der Bevölkerung einiger verhältnismässig isoliert gelegenen Gegenden unseres Landes vorgenommen. Dabei haben wir uns besonders bemüht, viele Mitglieder derselben Familien zu messen. Die rein anthropologischen Ergebnisse der erwähnten Untersuchungen werden später veröffentlicht werden.

In diesem Aufsatze werde ich die Resultate vorlegen, zu denen ich bezüglich der Erbllichkeit der grössten Länge und Breite des Kopfes, sowie des aus diesen Dimensionen berechneten Kephalexindex gelangt bin. Zwar muss gleich zugestanden werden, dass das Material, auf dem die Resultate fussen, recht dürftig ist, und dass, was noch viel schlimmer ist, die Untersuchungen, die wir vorgenommen haben, den Forderungen bei weitem nicht entsprechen, die ich jetzt an eine Untersuchung der Erbllichkeit der Kopfform stellen möchte.

Wenn ich mich trotzdem veranlasst gefunden habe, die Ergebnisse unserer Untersuchungen zu veröffentlichen, so ist dies aus dem Grunde geschehen, dass wir uns kaum weiter mit diesem Problem beschäftigen werden, und dass ich zu hoffen wage, dass die Schlüsse, zu denen ich schon jetzt gelangt bin, für die weitere Forschung doch von einigem Nutzen sein werden.

Indem ich es für ausgemacht halte, dass die Vererbung der Kopfform durch Mendelsche Erbfaktoren vermittelt wird, habe ich mir zunächst folgende Fragen gestellt: Stellen die gewöhnlichen Indexgruppen, in welchen die verschiedenen Kopfformen als dolichocephale,

mesokephale, brachykephale usw. klassifiziert werden, wirkliche Kopftypen dar, denen je ein einzelnes Paar von Erbfaktoren zu Grunde liegt, oder wird die Kopfform durch ein Zusammenwirken mehrerer von einander unabhängigen Erbfaktoren bestimmt? Und wie verhalten sich die verschiedenen allelomorphen Erbfaktoren bei den Heterozygoten?

Bekanntlich<sup>1)</sup> ist man im allgemeinen geneigt gewesen, die Dolichokephalie und die Brachykephalie etwa als Einzelcharaktere aufzufassen, von denen der letztere über den ersteren dominieren soll. In seinem grossen Lehrbuch der Anthropologie spricht sich auch MARTIN, wenn auch mit gewissem Vorbehalt, zu Gunsten einer solchen Auffassung aus, und fügt hinzu, dass aus einer Kreuzung von Lang- und Kurzköpfen keine Mesokephalie hervorgehen wird, sondern dass „die einzelnen Kinder ohne Rücksicht auf das Geschlecht die Schädelform entweder des einen oder des anderen Elters besitzen, oder dass Rückschläge auf frühere Generationen stattfinden“ (1914, S. 681). Bis jetzt ist es mir aber nicht gelungen, in der einschlägigen Literatur etwas zu finden, das auch nur einigermaßen als ein Beweis für diese Auffassungen gelten könnte.

Es ist selbstverständlich, dass man bei einer Untersuchung der Erbllichkeit der Kopfform immer auf das Geschlecht und die Körpergrösse, für Kinder auch auf das Alter Rücksicht nehmen muss.

Wie allgemein bekannt, wird ja während des Wachstums der Kephalindex in den meisten Fällen ein wenig niedriger, indem die Kopflänge etwas mehr als die Kopfbreite zunimmt.

Auch ist in den meisten Bevölkerungsgruppen der Kephalindex der Frauen etwas (ungefähr um eine Einheit) höher als der der Männer gefunden worden, und auch bei Kleinwüchsigen durchschnittlich etwas höher als bei Grossgewachsenen. Doch sind diese Verhältnisse nicht überall die gleichen, und einigermaßen feste Verhältniszahlen werden für alle Fälle vermisst.

Endlich muss man auch immer die Möglichkeit vor Augen haben, dass die ererbte Kopfform durch verschiedene Einflüsse vor, während oder nach der Geburt mehr oder weniger modifiziert <sup>1)</sup> gewesen sein kann.

---

<sup>1)</sup> Ich werde das Wort Modifikation zunächst für phänotypische Erscheinungen benutzen.



## I. BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE ANDERER FORSCHER

Von einer allgemeinen Berücksichtigung der Literatur über die anthropologische Bedeutung und die Erbllichkeit des Kephalindex werde ich völlig absehen. Dagegen werde ich mich mit den Untersuchungen, oder vielmehr mit dem veröffentlichten Material, einiger wenigen Forscher ausführlicher beschäftigen und die Besprechung dieses, dem unsrigen an Grösse weit übertreffenden, Materials als eine Einführung in das ganze Problem benutzen.

In seiner Abhandlung „Anthropologiske undersøgelser fra Færøerne“ (1902) teilt der dänische Bezirksarzt an der Suderö F. JÖRGENSEN eine Reihe Kopf- und Gesichtsmasse, sowie den Kephalindex, die Körpergrösse, die Haar- und Augenfarbe und das Alter von 1000 männlichen und 1000 weiblichen Individuen aller Alter mit. Die Mehrheit der Individuen waren Einwohner der Suderö, die damals von ungefähr 3000 Menschen bewohnt wurde. Nach JÖRGENSENS Angaben seien die Färöer in vorchristlicher Zeit aus Skandinavien bevölkert worden, es wird aber vermutet, dass sie vor dieser Zeit eine spärliche Bevölkerung keltischer Herkunft besaßen, die besonders auf der Suderö ansässig war.

JÖRGENSEN hat sein Material nach den Kephalindices im Anschluss an der alten Einteilung BROCAS in drei Gruppen eingeteilt. Mittelzahlen hat er nicht berechnet. Ich habe deshalb das Material völlig selbständig behandeln müssen.

Der mittlere Kephalindex betrug bei

1000 männlichen Individuen	80.5 (70—93).
606 Männern über 16 Jahren	79.8.
113 Knaben von 11 bis 16 Jahren	80.9.
281 Knaben von unter 11 Jahren	82.0.
1000 weiblichen Individuen	81.0 (70—93).
588 Frauen über 16 Jahren	80.6.
120 Mädchen von 11 bis 16 Jahren	81.05.
292 Mädchen von unter 11 Jahren	82.0.

Die Variationskurven für sämtliche Individuen (ausgezogener Strich) sowie für diejenigen, die älter wie 16. (gestrichelt) oder jünger wie 11 (punktiert) Jahre waren, sind in Fig. 1 (männlich) und Fig. 2 (weiblich) wiedergegeben.

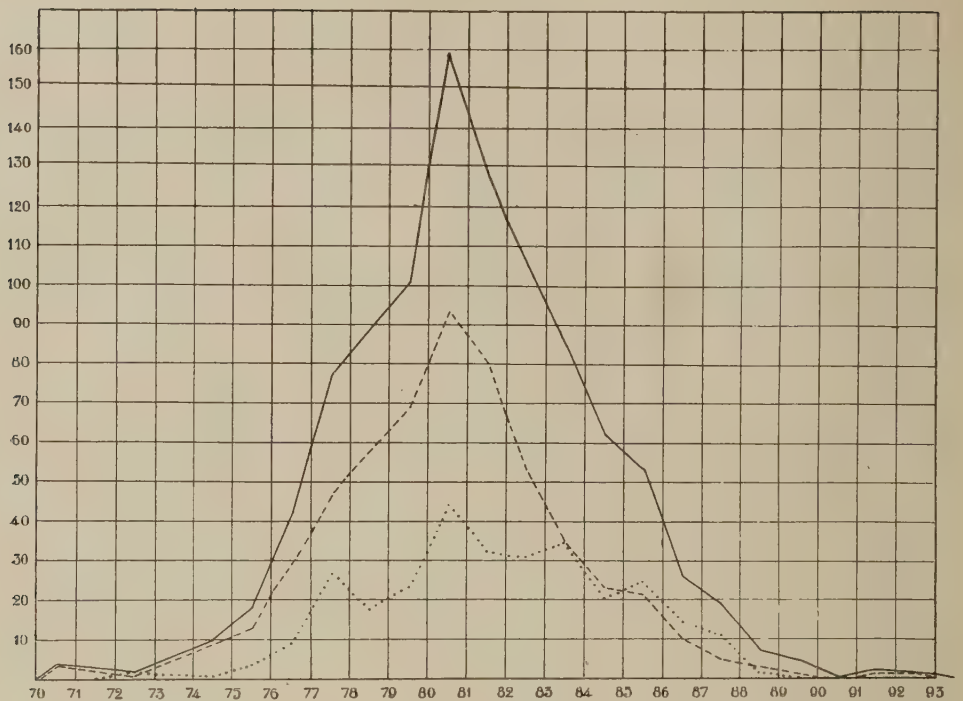


Fig. 1.

Was nun zunächst die Variationsbreite betrifft, scheint dieselbe nach BROCA (und MARTIN) bei ungemischten Rassen einen Umfang von höchstens zehn Einheiten zu besitzen. Demnach muss angenommen werden, dass die Bevölkerung der Färöer eine Mischung von mindestens zwei ursprünglichen Rassen mit weit aus einander liegenden Mittelwerten der Kephalingices darstelle. Ob die Zweigipfeligkeit der Kurve der erwachsenen Frauen damit etwas zu tun habe, möchte ich dahingestellt lassen.

Man wird bemerken, dass der mittlere Kephalexindex der erwachsenen Männer nur 0.8 Einheiten niedriger ist, als der der erwachsenen Frauen, und dass dieser Geschlechtsunterschied erst von der Präpubertät an zur Entwicklung zu gelangen scheint. Der Index scheint sich somit im männlichen Geschlecht mehr als im weiblichen während des Wachstums zu ändern. Im Ganzen erscheint diese Änderung des Kephalexindex an den Färöern recht gross, indem der Unterschied des Mittelwerts zwischen den Knaben mit weniger als elf und den Männern mit mehr als sechzehn Jahren 2.2 Einheiten beträgt. Die grössere Unregelmässigkeit der Kinderkurven, besonders der Knabenkurve, den

Kurven der Erwachsenen gegenüber, lässt die Annahme zu, dass die ererbte Kopfform bei jungen Kindern nicht selten modifiziert ist und dass die Modifikationen während des weiteren Wachstums des Schädels sich jedenfalls teilweise wieder ausgleichen. In der Tat zeigt im Material JÖRGENSENS der Kephalex bei den jüngsten Kindern auffallend grosse Schwankungen, und er ist selbst zu dem, von der gewöhnlichen Annahme etwas abweichenden Schlusse gelangt, dass die Zahl der Brachykephalen vom fünften bis zehnten Lebensjahr etwas zunehme, um erst von diesem Alter an wieder abzunehmen.

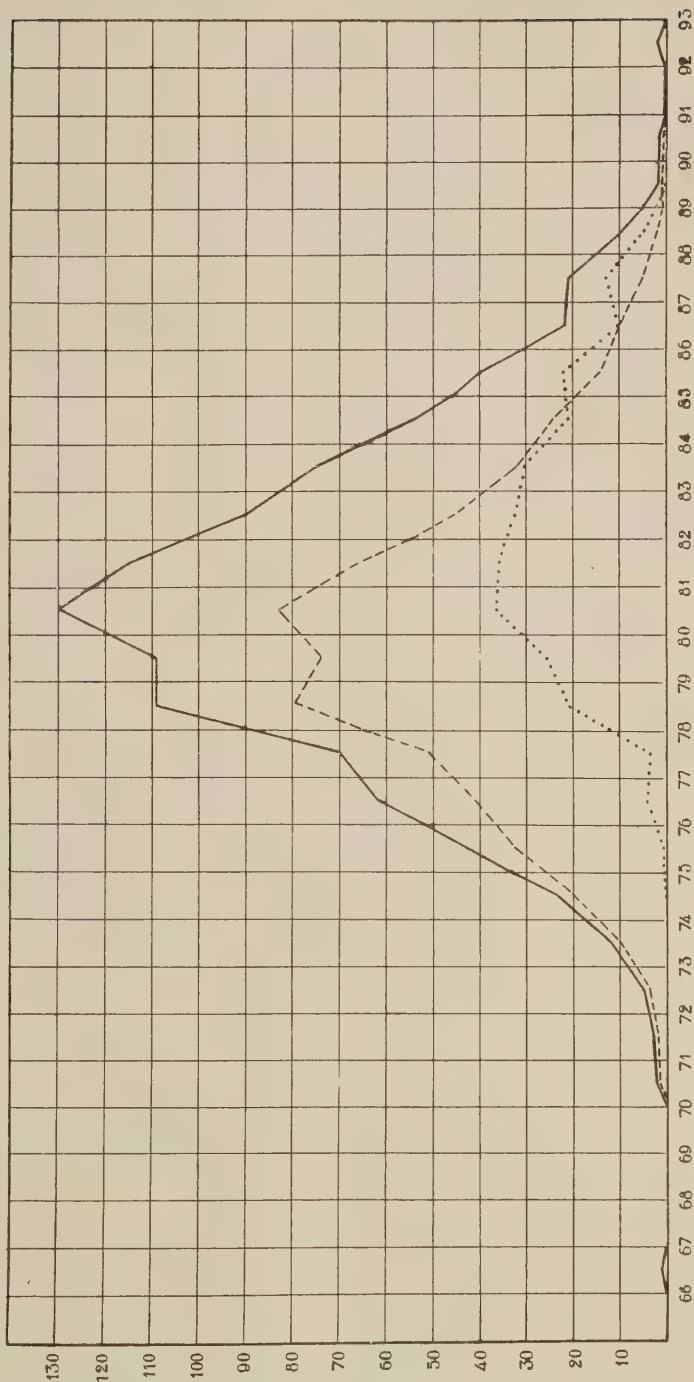


Fig. 2.



Nach seinen Haupttabellen liefert JÖRGENSEN eine Verzeichnis von 250 Familien, die aus beiden Eltern und ihren Kindern bestehen, und gibt für diese Individuen den Kephalindex und die Pigmentierungen, sowie das Alter an. Es ist sehr zu bedauern, dass JÖRGENSEN in seinen Familientabellen nicht auch die Nummer der einzelnen Individuen in den Haupttabellen angeführt hat, so dass man ihre Kopflänge, Kopfbreite und Körpergrösse hätte auffinden können, und noch mehr, dass er über die mehr oder weniger entfernten Verwandtschaftsverhältnisse, die zwischen der Mehrheit der Familien unzweifelhaft bestanden, keinen Aufschluss gegeben hat. Diese Mängel, die den Wert dieses sehr schönen Materials für Erblichkeitsuntersuchungen in hohem Masse herabsetzen, werden durch den Zeitpunkt, auf welchem die Arbeit geschrieben wurde, natürlich erklärt.

Da nach den Erfahrungen der meisten Forscher der Kephalindex nach den vollendeten fünf ersten Lebensjahren verhältnismässig stabilisiert ist, habe ich meine Untersuchungen der Familientabellen JÖRGENSENS auf Individuen beschränkt, die ihr fünftes Lebensjahr vollendet hatten.

Das Material besteht dann aus 230 Familien mit zusammen 687 Kindern. Diese Familien habe ich nach den Indexwerten der Eltern in Gruppen geordnet und dann die Kephalindices der Kinder zu einer Variationstabelle (Tabelle 1, S. 8—9) zusammengestellt. Bei der Gruppierung habe ich für die Eltern die mittlere Indexklasse 80—80.99 (80.5) für sich genommen, sonst aber je zwei Indexeinheiten zusammengeschlagen. Nur für die spärlich besetzten höchsten und niedrigsten Indices habe ich mehrere Einheiten in die Gruppen vereinigt. Am Fuss der Tabelle sind dann zuletzt einige weitere Zusammenziehungen der Gruppen ausgeführt worden. Der leichteren Übersicht wegen habe ich in der Tabelle die Stellen der Indices der Eltern durch Striche unter die Zahlen der Kinder angedeutet.

Für die meisten Elterngruppen habe ich auch gesonderte Tabellen ausgearbeitet, je nachdem der höhere Index dem Vater oder der Mutter gehörte, und ausserdem die beiden Geschlechter der Kinder aus einander gehalten. Als ich dabei aber keinen deutlichen Unterschied fand, habe ich keinen Anlass gefunden, diese Tabellen zu veröffentlichen.

Wie zu ersehen ist, zeigen in allen Gruppen die Kephalindices der Kinder eine erhebliche Diversität, und die einzelnen Gruppen unter-

scheiden sich in dieser Hinsicht in keiner deutlichen Weise weder von einander noch vom ganzen Material. Zwar besitzt die letzte Gruppe, wo der eine Elter brachykephal, der andere hyperbrachykephal ist, den kleinsten Variationskoeffizienten der ganzen Tabelle, was an sich darauf hindeuten könnte, dass die Kephalindices der Eltern hier mehr homozygotischer Natur waren als in den übrigen Gruppen. Diese Gruppe ist aber ziemlich klein, indem sie nur zehn Individuen umfasst, und da die Nachbargruppe umgekehrt einen sehr hohen Variationskoeffizienten aufweist, darf ich diesen Unterschieden keine entscheidende Bedeutung beimessen. Leider findet sich im Material JÖRGENSENS keine einzige Familie, in der die beiden Eltern hyperbrachykephale Indices haben, sowie auch keine, wo beide Eltern dolichocephal sind.

Die Tabelle scheint mir keine weitere Schlüsse zu erlauben, als die, dass dem Kephalindex mehrere unabhängige Erbfaktoren zu Grunde liegen, und dass hinter allen Indexwerten eine erhebliche Heterozygotie stecken kann. Eine Hindeutung darauf, dass bestimmte Indexgruppen charakteristische Kopftypen darstellen, die zu anderen Typen dominant oder recessiv wären, kann ich aus dieser Tabelle nicht finden. Die Tatsache, dass die Kinder von Eltern mit hohen Indices in den meisten Gruppen einen niedrigeren Mittelwert des Kephalindex als ihre Eltern besitzen, obwohl viele von ihnen noch jung sind, könnte vielleicht in der Weise gedeutet werden, dass den hohen Indices eine besonders starke Heterozygotie zu Grunde liege, und dass ihnen zugleich eine gewisse Dominanz zukomme. Ich will dann auch nicht leugnen, dass in einer solchen Deutung etwas wahres liegen könne, kann es aber anderseits nicht unwahrscheinlich finden, dass die ziemlich seltenen extremen Indices wenigstens zum Teil auf Modifikationen beruhen könnten.

Jedenfalls ist die Sprache der Tabelle keine unzweideutige, und es lässt sich ja übrigens aus einem Material, wo nur zwei Generationen untersucht wurden, bezüglich dieser Fragen nichts sicheres ermitteln. Nur das Eine, dass der Kephalindex eine komplexe „Eigenschaft“ darstellt, darf ich nach dieser Tabelle als feststehend betrachten.

---





76—77.9×83—84.9	6	25	1	1	1	3	5	3	4	2	3	1	1	80.5	79.7	2.67	3.36
78—79.9×83—84.9	13	34			1	2	3	6	5	3	6	4	3	81.5	82.2	2.33	2.83
80—80.9×83—84.9	7	23	1	1		3	2	1	2	4	4	3		82	81.8	3.04	3.72
81—82.9×83—84.9	14	42	1	1	1	5	3	2	2	10	6	4	2	83	81.8	3.12	3.82
83—84.9	5	20				1	1	1	5	1	1	4	3	84	82.9	2.63	3.18
73—75.9×85—86.9	3	9			2	1	2	1			1	1	1	80	80.4	2.42	3.02
77—79.9×85—86.9	11	29			1	3	1	5	2	1	7	5	1	82	82.2	3.10	3.78
80—80.9×85—89.9	10	24	1	2			1	5	2	3	2	2		84	82.3	3.32	4.04
81—84.9×85—89.9	4	10							1	1	1	2	2	85.2	84.9	1.96	2.30
	230	687	4	12	13	31	46	63	105	76	81	71	48	1	81.2	3.11	3.83
—75.9×76—80.9		42	3	2	1	3	7	2	9	6	4	2	1	77	79	2.84	3.59
76—80.9		138		5	3	11	19	14	19	21	15	24	17	78.5	80.7	3.01	3.73
—75.9×81—84.9		52	1	1	1	3	2	8	6	10	3	5	5	79	80.8	2.85	3.53*
76—77.9×81—84.9		68	1	2	4	5	9	10	10	6	11	3	2	80	80.5	2.80	3.48
78—79.9×81—84.9		88	1	1	1	1	3	8	5	17	11	9	13	81	81.9	2.81	3.43
80—80.9×81—84.9		50		1	1	1		4	3	5	7	7	6	81.7	82.8	3.18	3.84
81—84.9		97	1	1	1	3	3	8	5	18	16	11	10	83	81.7	2.96	3.62

Der Arzt und Prosektor am Maasoord Irrenhaus zu Rotterdam G. P. FRETZ hat bei 1545 männlichen und 2057 weiblichen Individuen aller Alter die Länge und die Breite des Kopfes gemessen und den Kephalexindex berechnet. Die Körpergrösse ist nicht gemessen worden. Das Material besteht aus Personen, die die Patienten besuchten, und aus deren Familienmitgliedern. Sie bestanden aus 360, zum Teil weit verzweigten Familien.

Dies ungemein grosses Material hat FRETZ in einer, seiner Aussage nach noch nicht abgeschlossenen Reihe grösserer und kleinerer Abhandlungen von verschiedenen Gesichtspunkten aus bearbeitet.

Ein jeder, der diese, nicht überall leicht zu lesenden Abhandlungen durchmustert, wird sicherlich zum Überfluss davon überzeugt werden, dass die Frage nach der anthropologischen Bedeutung und der Erbllichkeit des Kephalexindex eine sehr heikle ist.

Der Abhandlung FRETZ's „The Index cephalicus“ entnehme ich folgende Werte:

Der mittlere Kephalexindex beträgt bei

sämtlichen männlichen Individuen  $80.4 \pm 3.22$  (66—92).

962 Männern mit mehr als 20 Jahren  $79.65 \pm 2.99$ .

sämtlichen weiblichen Individuen  $81.04 \pm 2.99$  (70—95).

1463 Frauen mit mehr als 20 Jahren  $80.64 \pm 2.82$ .

Der Mittelwert des Kephalexindex ist somit bei den erwachsenen Männern um eine Einheit niedriger als bei den erwachsenen Frauen, er liegt bei Kindern höher als bei Erwachsenen, und der Geschlechtsunterschied ist wie auf den Färöern offenbar kleiner bei Kindern als bei Erwachsenen. Die Grösse der Variationsbreite deutet darauf hin, dass im Material FRETZ's, wie im bezüglich des Verhaltens des Kephalexindex sehr ähnlichen Material JÖRGENSENS, sowohl dolichocephale wie brachycephale Rassenelemente vorhanden waren.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen aus dem Material JÖRGENSENS ist FRETZ zu dem Schlusse gelangt, dass die Variabilität des Kephalexindex bei Kindern mesocephaler Eltern etwas grösser ist, als bei Kindern dolichocephaler und brachycephaler Eltern, und zugleich bei Kindern brachycephaler Eltern ein wenig grösser als bei Kindern dolichocephaler Eltern. Demnach wäre anzunehmen, dass im Material FRETZ's die Mesocephalie im allgemeinen die am meisten, und die Dolichocephalie die am wenigsten heterozygotisch bestimmte Kopfform darstelle.

Es muss aber hervorgehoben werden, dass die von FRETs angegebenen Unterschiede der Variabilität der Kinder in den verschiedenen Elterngruppen recht geringfügig und unregelmässig erscheinen, so dass aus ihnen wohl kaum viel zu erschliessen ist. Eigentümlich genug findet FRETs bei dolichokephalen Männern eine besonders grosse Variabilität bezüglich der absoluten Kopfdimensionen. Er ist übrigens durch eine feinere Aufteilung der Elterngruppen nach der Kopfgrösse zu dem Schlusse gelangt, dass die grossen und die kleinen dolichokephalen und brachykephalen Köpfe, mit anderen Worten, die Lang- und die Schmalköpfe, bzw. die Breit- und die Kurzköpfe, sich in ihrer erblichen Konstitution von einander unterscheiden. Wie es scheint, ist er der Auffassung, dass die Breitköpfigkeit (oder Makrobrachykephalie) zu einem gewissen Grade über die Schmalköpfigkeit (Mikrodolichokephalie) und die Langköpfigkeit (Makrodolichokephalie) ebenfalls zu einem gewissen Grade über die Kurzköpfigkeit (Mikrobrachykephalie) dominiert, dass aber im grossen Ganzen genommen die Brachykephalie der Dolichokephalie gegenüber zur Dominanz neige. Man wird dann aber etwas stutzig, wenn man hört, dass FRETs unter den Köpfen mit hohen Indexwerten mehr kleine Köpfe als unter jenen mit niedrigen Indexwerten findet.

Im Ganzen scheinen die Ergebnisse der zahlreichen und mühevollen Berechnungen, die FRETs vorgenommen hat, nichts weniger als eindeutig zu sein und kaum geeignet, das Zutrauen an einer statistischen Behandlung eines dermassen zusammengesetzten Materials, wenigstens zwecks Erblichkeitsuntersuchungen, zu stützen. Erinnern doch die Sätze, die die Ergebnisse derartiger Untersuchungen wiedergeben, gar zu sehr an jenen Gleichungen mit einer unbekannten Zahl unbekannter Grössen. In der Tat ist FRETs selbst zu dem Schlusse gelangt, dass die Kopfform durch mehrere Faktoren bestimmt wird, unter denen es auch einige gibt, die den Mendelschen Erblichkeitsregeln nicht folgen und die mir ziemlich mystisch erscheinen. Der grösste Verdienst FRETs's liegt wohl vielleicht eben darin, dass er gezeigt hat, wie sehr, oder sagen wir eher wie wenig, die Erforschung der Erblichkeit des Kephalindex bei Menschen mittels statistischer Behandlung eines sehr grossen Materials gefördert werden kann. Dieser Verdienst sei aber bei weitem nicht gering zu schätzen.

Um mir von den Erblichkeitsverhältnissen in FRETs's Material eine eigene Meinung zu bilden, habe ich in einer Reihe der Familien, die in



den Tabellen seiner grossen Arbeit „Heredity of Headform in Man“ verzeichnet sind, die Kopfdimensionen der ausgewachsenen Individuen im Verhältnis zu den entsprechenden Mittelwerten beim selben Geschlecht ausgedrückt. Diese Werte betragen nach den Angaben FRETs's, auf ganze Millimeter verkleinert: die mittlere Kopflänge bei Männern 193 mm., bei Frauen 183 mm., die mittlere Kopfbreite bei Männern 153 mm., bei Frauen 148 mm. Eine Kopflänge von 198 mm. bei einem Manne habe ich z. B. mit  $+ 5$ , eine Kopfbreite von 145 mm. bei einer Frau mit  $+ 3$  ausgedrückt u. dgl. Die Kopfform einer Frau mit einer Kopflänge von 188 mm., einer Kopfbreite von 147 mm. und einem Kephalex von 78.2 drücke ich folgendermassen aus:  $\frac{+ 5}{+ 1} 78.2$ .

Da die Körpergrösse hier nicht berücksichtigt worden ist, entspricht diese Ausdrucksweise natürlich in sehr vielen Fällen nicht der wirklichen Bedeutung der Kopfdimensionen, gibt aber, wie mir scheint, ein sehr übersichtliches Bild der absoluten Form und Grösse der Köpfe, insoweit dieselben durch die grösste Länge und Breite gegeben sind.

Mittels dieser Methode habe ich zunächst untersucht, was aus dem Material FRETs's bezüglich der Erbllichkeit der ganzen *Kopfgrösse* zu ermitteln ist. Für diesen Zweck habe ich aus den Tabellen ungefähr 120 Familien, die aus den beiden Eltern und ihren erwachsenen Kindern bestehen, herausgesucht und nach den Kopfgrössen der Eltern gruppiert. Wenn in einzelnen dieser Familien auch Grosseltern gemessen worden waren, habe ich sie selbstverständlich berücksichtigt. Bei Beurteilung der Kopfgrösse habe ich die Länge und die Breite summiert und z. B. einen Kopf mit einer Länge von  $+ 4$  und einer Breite von  $+ 3$  bis  $+ 5$  als mittelgross aufgefasst u. dgl. Durch diese Untersuchung bin ich zu folgenden Schlüssen gelangt:

1. Wenn beide Eltern in Bezug auf beide Kopfdimensionen ausgesprochene  $+$  Varianten darstellen und somit sehr *grosse* Köpfe haben, sind die Köpfe aller Kinder mehr als mittelgross, und die meisten Kinder sind zugleich  $+$  Varianten in Bezug auf beide Dimensionen. Nur bei einem gewissen Teil (ungefähr einem Drittel) der Kinder erreicht der Kopf aber die Grösse derjenigen der Eltern oder überschreitet dieselbe etwas. In diesbezüglichen Familien habe ich in der Nachkommenschaft keine  $+$  Varianten bezüglich der Kopfbreite, aber einige wenige bezüglich der Kopflänge angetroffen.

Ist nur beim einen Elter der Kopf sehr gross, auch beim andern aber

deutlich mehr als mittelgross, dann treten in der Nachkommenschaft fast ebenso viele sehr grosse Köpfe wie im vorigen Falle auf, daneben aber auch einige (bei ungefähr  $\frac{1}{3}$ ), die in Bezug auf beide Dimensionen  $\div$  Varianten darstellen. In seltenen Fällen werden auch ausgesprochen kleine Köpfe beobachtet.

Wenn endlich bei beiden Eltern der Kopf die mittlere Grösse nur mässig überschreitet, wird bei ungefähr drei Vierteln der Kinder der Kopf ebenfalls etwas mehr als mittelgross und in einzelnen Fällen sogar sehr gross sein, beim letzten Viertel wird er weniger als mittelgross, in nicht ganz seltenen Fällen sogar sehr klein.

2. Sind beide Eltern in Bezug auf beide Dimensionen deutliche  $\div$  Varianten und somit sehr *kleinköpfig*, so scheinen die Kinder ohne Ausnahme ebenso kleine und recht viele von ihnen noch kleinere Köpfe als die Eltern zu bekommen. Da diese Gruppe nicht viele Familien umfasst, darf ich mich hierüber nicht mit voller Sicherheit äussern.

Wenn die Köpfe beider Eltern der mittleren Grösse nur mässig nachstehen, bekommen die Mehrheit der Kinder ebenfalls etwas kleine und ziemlich viele von ihnen erheblich kleine Köpfe, daneben treten aber einige auf, die mehr als mittelgrosse, keine aber, die sehr grosse Köpfe besitzen. In dieser Gruppe findet sich eine Familie (19), in der beide Eltern und zehn erwachsene Kinder in Bezug auf beide Kopfdimensionen  $\div$  Varianten darstellen und die Mehrheit der Kinder kleinere Köpfe als beide Eltern besitzen. Als ein Beispiel der Spaltung möchte ich eine Familie (271) mit zwölf erwachsenen Kindern anführen <sup>1)</sup>:

$$\begin{array}{l}
 \begin{array}{l} \div 3 \\ \div 2 \end{array} 81.0 \left. \begin{array}{l} +5 \\ \div 1 \end{array} \right\} \begin{array}{l} \div 2 \\ \div 4 \end{array} 76.0, \begin{array}{l} +2 \\ \div 9 \end{array} 78.0, \begin{array}{l} \div 10 \\ \div 9 \end{array} 78.5, \begin{array}{l} +1 \\ +3 \end{array} 80.0, \begin{array}{l} \div 6 \\ \div 6 \end{array} 78.5, \begin{array}{l} 0 \\ \div 8 \end{array} 75.0, \begin{array}{l} \div 9 \\ \div 12 \end{array} 77.0 \\
 \div 1 80.5 \left. \begin{array}{l} +2 \\ +7 \end{array} \right\} \begin{array}{l} \div 2 \\ \div 6 \end{array} 81.0, \begin{array}{l} \div 2 \\ \div 6 \end{array} 78.5, \begin{array}{l} \div 8 \\ \div 5 \end{array} 81.5, \begin{array}{l} \div 1 \\ \div 10 \end{array} 76.0, \begin{array}{l} \div 8 \\ \div 8 \end{array} 82.0.
 \end{array}$$

3. Hat der eine Elter einen deutlich *grossen*, der andere einen deutlich *kleinen* Kopf, so liegt bei der Mehrheit der Kinder die Kopfgrösse zwischen denen der Eltern. Nicht selten treten auch Köpfe auf, die kleiner als beim kleinköpfigen Elter, sehr selten aber solche, die grösser als beim grossköpfigen Elter sind. Wenn der Kopf des letzteren Elters

<sup>1)</sup> Hier wie in allen späteren ähnlichen Familiendarstellungen ist der Vater oberhalb der Mutter, und sind die Söhne oberhalb der Töchter aufgeführt.

sehr gross ist, wird er in diesen Familien von den Köpfen der Kinder nie überschritten. Die Angabe FRETs's, dass ein sehr grosser Kopf bei der Mutter äusserst selten auf die Nachkommenschaft vererbt werde, habe ich nicht bestätigen können, finde vielmehr im Verhalten der Köpfe der Kinder keinen deutlichen Unterschied, ob nun der grosse Kopf dem Vater oder der Mutter angehört.

Die oben erwähnten Ergebnisse zeigen, wie ich glaube, unzweideutig, dass die Vererbung der Kopfgrösse durch mehrere, kaum aber durch sehr viele Erbfaktoren vermittelt wird, und dass den Faktoren, oder wenigstens einigen der Faktoren, die den Kopf gross machen, eine gewisse Dominanz zukommt. Kleine Köpfe sollten somit im allgemeinen mehr homozygotischer Natur als grosse, sehr grosse Köpfe aber weniger heterozygotischer Natur als mässig grosse sein. Im Ganzen genommen stimmt dies auch mit den Schlüssen, zu denen FRETs gelangt ist, ziemlich gut überein, nicht aber mit der Tatsache, dass er für Kinder mikrobrachykephaler Eltern einen verhältnismässig hohen Variationskoeffizienten gefunden hat (vgl. am Fuss der Tabelle XII seiner grossen Arbeit).

Mehr verwickelt wird die Sache, wenn wir in denselben Familien die Erbllichkeit der Kopflänge und der Kopfbreite je für sich untersuchen. Zwar finden wir auch hier, dass die kleineren Dimensionen etwas mehr als die grösseren bei der Nachkommenschaft wiederkehren, und dass die ersteren somit den letzteren gegenüber einen gewissen recessiven, oder vielmehr verhältnismässig homozygotischen Charakter besitzen. Die Ausnahmen von dieser Regel sind aber so zahlreich, dass wir fast sagen können, dass die Familien FRETs's von allen Möglichkeiten, die überhaupt zu erdenken wären, einige Beispiele liefern.

In noch viel höherem Masse wird dies aber der Fall, wenn wir zu der Untersuchung der Vererbung des *Kephalindex* schreiten. Für diesen Zweck habe ich mich nicht so sehr mit den oben erwähnten, aus nur zwei Generationen bestehenden Familien beschäftigt, sondern aus den Tabellen FRETs's die Mehrheit der Familien, wo auch die Grosseltern gemessen worden sind, herausgenommen. Ich werde diese Familien gesondert aufführen, um an ihnen den Versuch zu machen, die Erbllichkeitsverhältnisse einigermassen zu eruieren.

Für nicht etwa ausgewachsene Individuen habe ich nur in einzelnen Fällen, wo es mir von Interesse schien, die Kopfmasse im Verhältnis zu den entsprechenden Mittelwerten für Erwachsene desselben



Geschlechts angeführt. Die Zahl der vollbrachten Lebensjahre ist für die Kinder nach dem Kephalindex in Klammern beigelegt.

1. *Verhältnismässig niedrige Kephalindices bei den Kindern*

Ich werde mit drei Familien anfangen, in denen je einer (der mit \* bezeichnete) der Eltern offenbar Geschwister sind.

$$\begin{array}{l}
 269c. \quad \left. \begin{array}{l} \div 1 \quad 78.8 \\ \div 2 \quad 78.8 \\ + 3 \quad 73.3 \\ \div 12 \quad 73.3 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} + 2 \quad 77.5^* \\ \div 2 \quad 77.5^* \end{array} \right\} 76.5 (5), 74.7 (4), 74.2 (1) \\
 \\
 \left. \begin{array}{l} + 1 \quad 82.0 \\ + 6 \quad 82.0 \\ + 1 \quad 78.8 \\ \div 3 \quad 78.8 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 7 \quad 81.5 \\ \div 5 \quad 81.5 \end{array} \right\} 76.5 (3)
 \end{array}$$

$$\begin{array}{l}
 269a. \quad \left. \begin{array}{l} + 1 \quad 81.4 \\ + 5 \quad 81.4 \\ ? \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 10 \quad 86.7 \\ + 6 \quad 86.7 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 6 \quad 74.8 (11) \\ \div 13 \quad 74.8 (11) \end{array} \right\} \\
 \\
 \left. \begin{array}{l} \div 1 \quad 78.8 \\ \div 2 \quad 78.8 \\ + 3 \quad 73.3 \\ \div 12 \quad 73.3 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 1 \quad 77.4^* \\ \div 7 \quad 77.4^* \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} + 2 \quad 75.2 (12), 78.0 (0.5) \\ \div 9 \quad 75.2 (12), 78.0 (0.5) \end{array} \right\}
 \end{array}$$

$$\begin{array}{l}
 269b. \quad \left. \begin{array}{l} + 12 \quad 74.2 \\ \div 1 \quad 74.2 \\ \div 9 \quad 84.0 \\ \div 2 \quad 84.0 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} + 3 \quad 76.5 \\ \div 2 \quad 76.5 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 11 \quad 80.5 (12), 79.9 (8), 79.2 (6) \\ \div 6 \quad 80.5 (12), 79.9 (8), 79.2 (6) \end{array} \right\} \\
 \\
 \left. \begin{array}{l} \div 1 \quad 78.2 \\ \div 2 \quad 78.2 \\ + 3 \quad 73.3 \\ \div 12 \quad 73.3 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} + 1 \quad 76.8^* \\ \div 6 \quad 76.8^* \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} + 4 \quad 82.0 (15), \div 9 \quad 80.5 (15), + 3 \quad 76.7 (13), \\ + 5 \quad 77.0 (10), \div 8 \quad 80.5 (15), + 5 \quad 76.7 (13), \\ 77.0 (10), 78.8 (4), 80.0 (0.5) \end{array} \right\}
 \end{array}$$

Die drei Geschwister unter den Eltern haben schmale Köpfe, die in ihren Dimensionen ungefähr die Mitte zwischen denen ihrer Eltern

halten und niedrig mesokephale Indices besitzen. Der Bruder (c) hat bei einer kleinköpfigen, leicht brachykephalen Frau vier etwa dolichokephale Kinder. Da unter den Grosseltern nur die Mutter des Vaters dolichokephal (sehr schmalköpfig) ist, liesse sich vermuten, dass die Dolichokephalie der Kinder durch mindestens zwei Paare recessiver Faktoren hervorgerufen wäre, von denen das eine Paar für Schmalköpfigkeit, das andere für Langköpfigkeit disponiere. Dass diese Annahme keine grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat, dürfte aber einleuchtend sein.

Die eine Schwester (a) hat von einem sehr kurzköpfigen Manne, dessen Mutter nicht gemessen worden ist, zwei dolichokephale und ein mesokephales, noch sehr junges Kind. Die beiden älteren Kinder sind offenbar schmalköpfig wie die Mutter und haben von der Kurzköpfigkeit des Vaters nichts übernommen, vielmehr hat die zwölfjährige Tochter schon einen langen Kopf, der an den der Grossmutter erinnert.

Die zweite Schwester (b) hat von einem Manne, der ihr bezüglich der Kopfform und Kopfgrösse recht ähnlich ist, neun Kinder, unter denen sich auffällig genug kein einziger echter Dolichokephale befindet. Und eben diese Frau hat doch von den drei Geschwistern den niedrigsten Kephalindex. Man bemerke auch, dass die eine der 15 jährigen Töchter, die wie die Mutter des Vaters brachykephal ist, im Gegensatz zu dieser einen grossen Kopf besitzt, während ihre Zwillingschwester umgekehrt kleinköpfig ist. Ich möchte auf eine befriedigende Erklärung der Erblichkeitsverhältnisse in diesen drei nahe verwandten Familien verzichten, nur bemerken, dass sie zu Gunsten einer erheblichen Komplexität zu sprechen scheinen. Übrigens hege ich einen grossen Verdacht, dass hier ziemlich starke Modifikationen mit im Spiele sind (vgl. später).

$$\begin{array}{l}
 332a. \quad \left. \begin{array}{l} \div 5 \quad 76.8 \\ \div 9 \quad 76.8 \\ + 6 \quad 79.8 \\ + 3 \quad 79.8 \end{array} \right\} \begin{array}{l} + 2 \quad 76.7 \\ \div 3 \quad 76.7 \end{array} \left. \vphantom{\begin{array}{l} \div 5 \quad 76.8 \\ \div 9 \quad 76.8 \\ + 6 \quad 79.8 \\ + 3 \quad 79.8 \end{array}} \right\} 76.3 (10), 75.5 (10), 72.9 (8), 72.7 (3) \\
 \\
 \left. \begin{array}{l} + 14 \quad 75.9 \\ + 4 \quad 75.9 \\ + 4 \quad 78.5 \\ + 2 \quad 78.5 \end{array} \right\} \begin{array}{l} + 7 \quad 76.2 \\ \div 3 \quad 76.2 \end{array} \left. \vphantom{\begin{array}{l} + 14 \quad 75.9 \\ + 4 \quad 75.9 \\ + 4 \quad 78.5 \\ + 2 \quad 78.5 \end{array}} \right\} 76.0 (6), 75.6 (2).
 \end{array}$$

Da drei der Grosseltern langköpfig und der vierte schmalköpfig und die beiden Eltern etwas lang- und schmalköpfig sind, liesse sich die Dolichocephalie der Kinder vielleicht auf ein Zusammenwirken von Faktoren, die für Langköpfigkeit und Schmalköpfigkeit disponieren, wenigstens zum Teil erklären. Die grösseren Dimensionen könnten dann den kleineren gegenüber nicht unbedingt dominant sein. Immerhin liegt für einige der Kinder der Verdacht einer Modifikation nahe.

$$\begin{array}{l}
 177d. \quad \left. \begin{array}{l} + 11 \\ + 11 \\ + 17 \\ + 15 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 79.8 \\ \\ 81.0 \end{array} \left. \begin{array}{l} + 2 \\ + 5 \end{array} \right\} \begin{array}{l} (81.0) \\ \\ \end{array} \left. \begin{array}{l} \\ \\ \\ \end{array} \right\} 75.2 (5) \\
 \\
 \left. \begin{array}{l} 0 \\ + 6 \\ + 1 \\ + 3 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 82.6 \\ \\ 82.2 \end{array} \left. \begin{array}{l} + 3 \\ + 3 \end{array} \right\} \begin{array}{l} (81.5) \\ \\ \end{array} \left. \begin{array}{l} \\ \\ \\ \end{array} \right\} 77.9 (1.5)
 \end{array}$$

Auch hier müssen wir beim Versuch die niedrigen Indices der Kinder zu erklären, zwischen den Annahmen einer Neukombination mehrerer verschiedenen Erbfaktoren und einer Modifikation der ererbten Kopfform in recht unbefriedigender Weise schwanken. Man bemerke, wie der Vater die erhebliche Kopfgrösse seiner beiden Eltern nur in stark abgeschwächtem Masse ererbt hat.

$$\begin{array}{l}
 177f. \quad \left. \begin{array}{l} + 10 \\ + 9 \\ + 3 \\ + 6 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 79.5 \\ \\ 85.2 \end{array} \left. \begin{array}{l} + 9 \\ + 7 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 80.0 \\ \\ \end{array} \left. \begin{array}{l} \\ \\ \\ \end{array} \right\} \begin{array}{l} + 5 \\ + 13 \end{array} \begin{array}{l} 76.8 (11) \\ \\ \end{array} \\
 \\
 \left. \begin{array}{l} + 3 \\ + 7 \\ + 5 \\ + 5 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 83.6 \\ \\ 79.7 \end{array} \left. \begin{array}{l} + 4 \\ + 2 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 80.0 \\ \\ \end{array}
 \end{array}$$

Diese Familie unterscheidet sich von der vorigen, mit der sie wahrscheinlich verwandt ist, durch die stärkere Brachycephalie von zwei der Grosseltern. Es lässt sich denken, dass in diesen beiden Familien gewisse



Faktoren für Langköpfigkeit vorhanden seien, die bei den Heterozygoten intermediäre Werte ergeben.

$$\begin{array}{rcl}
 34d. & + 3 & 79.1 \\
 & + 2 & 79.1 \\
 & + 4 & 79.4 \\
 & + 1 & \\
 & \div 2 & 81.3 \\
 & + 2 & 81.3 \\
 & 0 & 78.3 \\
 & \div 5 & 78.3
 \end{array}
 \left\{
 \begin{array}{l}
 + 13 \\
 \div 1
 \end{array}
 \right.
 73.5
 \left\{
 \begin{array}{l}
 + 3 \\
 \div 7
 \end{array}
 \right.
 75.7
 \left. \vphantom{\begin{array}{rcl} 34d. & + 3 & 79.1 \\ & + 2 & 79.1 \\ & + 4 & 79.4 \\ & + 1 & \\ & \div 2 & 81.3 \\ & + 2 & 81.3 \\ & 0 & 78.3 \\ & \div 5 & 78.3 \end{array}} \right\} 74.1 (3), 70.0 (2)$$

Diese Familie könnte endlich einmal (wie mit recht grossem Vorbehalt vielleicht auch die obenstehende Fam. 332a) für das Vorhandensein eines recessiven dolichocephalen „Kopftypus“ sprechen. Doch beruht, wie zu ersehen ist, die Dolichocephalie des Vaters zunächst auf Langköpfigkeit und die der Mutter auf Schmalköpfigkeit. Auch sind die Kinder noch sehr jung, so wie es übrigens mit sehr vielen der durch niedrige Indices auffällige Kinder der oben angeführten Familien der Fall gewesen ist. Dieses Verhalten ist, wie mir scheint, sehr beachtenswert.

## 2. Mittelhohe Indices bei den Kindern

$$\begin{array}{rcl}
 182. & + 11 & 77.7 \\
 & + 5 & 77.7 \\
 & + 2 & 78.9 \\
 & + 1 & \\
 & + 0 & 77.5 \\
 & \div 3 & 77.5 \\
 & \div 8 & 85.5 \\
 & + 1 & 85.5
 \end{array}
 \left\{
 \begin{array}{l}
 + 12 \\
 + 6
 \end{array}
 \right.
 77.7
 \left\{
 \begin{array}{l}
 + 1 \\
 \div 1
 \end{array}
 \right.
 79.8
 \left. \vphantom{\begin{array}{rcl} 182. & + 11 & 77.7 \\ & + 5 & 77.7 \\ & + 2 & 78.9 \\ & + 1 & \\ & + 0 & 77.5 \\ & \div 3 & 77.5 \\ & \div 8 & 85.5 \\ & + 1 & 85.5 \end{array}} \right\} 78.3 (12), 78.3 (9), 78.0 (7), 74.5 (1)$$

Man möchte hier an eine genuine Mesokephalie, die bei den beiden Eltern homozygotischer Natur ist, denken. Die Brachykephalie der einen Grossmutter müsste dann heterozygotisch bestimmt sein, und zwar mit Dominanz dieser Kopfform der Mesokephalie gegenüber. Die Dolichocephalie des einjährigen Sohnes wäre nach dieser Annahme

auf Modifikation zurückzuführen. Man bemerke jedoch den grossen Unterschied bezüglich der Kopfgrösse zwischen den beiden Eltern. Dieser Familie schliesst sich die folgende nahe an:

$$\begin{array}{l}
 366. \quad \left. \begin{array}{l} + 5 \\ + 1 \end{array} \right\} 77.5 \\
 \quad \quad \left. \begin{array}{l} + 4 \\ + 2 \end{array} \right\} 84.0 \\
 \quad \quad \left. \begin{array}{l} + 3 \\ + 3 \\ + 3 \\ + 1 \end{array} \right\} 79.6 \\
 \quad \quad \left. \begin{array}{l} \\ \\ \\ \end{array} \right\} 78.8
 \end{array}
 \left\{ \begin{array}{l} \div 1 \\ \div 1 \end{array} \right\} 79.1
 \left\{ \begin{array}{l} 77.5 (10), 80.0 (8), 80.5 (7), 78.8 (3) \\ \\ + 4 \\ + 2 \end{array} \right\} 80.0$$

Ungefähr dasselbe Verhalten, nur mit etwas höheren Indices bei den Grosseltern und den Kindern, begegnet uns in der untenstehenden Familie.

$$\begin{array}{l}
 286. \quad \left. \begin{array}{l} \div 10 \\ + 6 \end{array} \right\} 86.7 \\
 \quad \quad \left. \begin{array}{l} + 5 \\ + 3 \end{array} \right\} 80.2 \\
 \quad \quad \left. \begin{array}{l} \div 8 \\ \div 4 \end{array} \right\} 80.3 \\
 \quad \quad \left. \begin{array}{l} + 4 \\ + 4 \end{array} \right\} 81.3
 \end{array}
 \left\{ \begin{array}{l} + 3 \\ + 2 \end{array} \right\} 78.9
 \left\{ \begin{array}{l} \div 12 \\ \div 5 \end{array} \right\} 81.3 (15), 79.8 (13), 79.8 (7), \\
 \quad \quad \quad 79.7 (5), 78.3 (3), 76.6 (0.5) \\
 \quad \quad \left. \begin{array}{l} \div 6 \\ \div 6 \end{array} \right\} 80.0
 \end{array}
 \left\{ \begin{array}{l} 81.2 (11), 77.4 (9) \\ \end{array} \right.$$

Auffällig ist, wie der Kephalexindex hier mit dem Alter der Kinder allmählig niedriger wird.

$$\begin{array}{l}
 376. \quad \left. \begin{array}{l} + 2 \\ \div 4 \end{array} \right\} 76.4 \\
 \quad \quad \left. \begin{array}{l} \div 3 \\ \div 4 \end{array} \right\} 80.0 \\
 \quad \quad \left. \begin{array}{l} 0 \\ + 3 \\ + 3 \\ 0 \end{array} \right\} 80.8 \\
 \quad \quad \left. \begin{array}{l} \\ \\ \end{array} \right\} 80.0
 \end{array}
 \left\{ \begin{array}{l} \div 1 \\ + 1 \end{array} \right\} 80.0
 \left\{ \begin{array}{l} 82.8 (11), 81.6 (10), 80.5 (7), 80.0 (6), \\ 80.0 (4), 80.0 (3), 78.2 (0.5) \\ + 2 \\ \div 1 \end{array} \right\} 80.0
 \left\{ \begin{array}{l} 76.4 (9) \\ \end{array} \right.$$

Diese Familie könnte fast als das Idealbild einer mesokephalen Familie mit etwa mittelgrossen Köpfen gelten. Nur neigen die beiden ältesten Söhne zur Brachykephalie, während die Tochter die schmälere Kopfform des Grossvaters väterlichen Seite ererbt zu haben scheint. Vielleicht haben wir hier eine genuine Mesokephalie, bei der aber zugleich recessive Faktoren für Schmalköpfigkeit und Kurzköpfigkeit in alternierender Weise mitwirken.

$$\begin{array}{l}
 90. \quad ? \\
 \left. \begin{array}{l} + 9 \\ + 8 \end{array} \right\} 81.3 \\
 \left. \begin{array}{l} + 2 \\ + 10 \end{array} \right\} 83.5 \\
 \left. \begin{array}{l} + 6 \\ + 4 \end{array} \right\} 80.0
 \end{array}
 \left\{ \begin{array}{l} + 8 \\ + 8 \end{array} \right\} 80.0
 \left\{ \begin{array}{l} + 5 \\ + 8 \\ + 2 \\ + 6 \\ + 5 \\ + 3 \end{array} \right\}
 \begin{array}{l}
 81.3 (26), +3 79.7 (23), +19 73.7 (20), \\
 83.4 (20), 80.8 (14), 81.7 (12), 79.2 (8) \\
 80.4 \\
 80.1 (28), 88.5 (5)
 \end{array}$$

Dieser Familie kommt ein besonderes Interesse zu, weil drei Grosseltern und fünf erwachsene Kinder vorhanden sind. Auch zeichnet sie sich durch die Grossköpfigkeit der Grosseltern und der Eltern, sowie einiger der Kinder aus, schliesst sich aber sonst den obigen mesokephalen Familien nahe an. Wenn man die hyperbrachykephale kleine Schwester ausser Acht lässt, bemerkt man, wie die Reihe der Kephalindices der Kinder von denen der beiden 20 jährigen Zwillingenbrüder flankiert wird. Man kann für diese Brüder kaum umhin, an Modifikationen zu denken.

$$\begin{array}{l}
 22d. \quad + 10 \\
 \left. \begin{array}{l} + 5 \\ + 1 \end{array} \right\} 77.9 \\
 \left. \begin{array}{l} + 1 \\ + 1 \end{array} \right\} 81.0 \\
 \left. \begin{array}{l} + 8 \\ + 8 \end{array} \right\} 80.2 \\
 \left. \begin{array}{l} + 5 \\ + 3 \end{array} \right\} 80.0
 \end{array}
 \left\{ \begin{array}{l} + 8 \\ + 1 \end{array} \right\} 75.6
 \left\{ \begin{array}{l} + 8 \\ + 3 \\ + 1 \\ + 3 \end{array} \right\}
 \begin{array}{l}
 81.1 (13), 80.7 (8) \\
 79.7 (9), 80.2 (2)
 \end{array}$$

Der Vater ist hier dolichokephal (langköpfig) und die Mutter brachykephal, während alle Grosseltern und Kinder etwa als Mesokephale



le aufgefasst werden können. Wenn wir nur mit den drei üblichen „Kopftypen“ rechnen würden, sollte nach dieser Familie zu urteilen die Mesokephalie zu den beiden anderen Typen dominant sein, indem alle die vier Grosseltern Heterozygoten sein müssten, und zwar die Eltern des Vaters mit latenter Dolichokephalie, die der Mutter mit latenter Brachykephalie. Weiter müsste man zu dem Schlusse gelangen, dass die Heterozygoten, die die Faktoren für Dolichokephalie und Brachykephalie in sich vereinigen, mesokephal werden. Ich möchte aber nicht glauben, dass diese Deutung, die von vielen anderen Befunden widersprochen wird, das Richtige treffe, die Sache ist unzweifelhaft viel komplizierter. Die folgende Familie schliesst sich dieser an:

$$73b. \left\{ \begin{array}{l} \div 3 \\ \div 7 \\ + 5 \\ \div 2 \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} 77.0 \\ 77.5 \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} + 12 \\ \div 4 \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} 73.0 \\ 85.3 \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \div 3 \\ \div 7 \\ + 1 \\ + 6 \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} 76.8 (14), 76.8 (11), 77.5 (9), 81.2 (5) \\ 79.6 (19), 79.9 (17), 77.5 (3) \\ 77.8 (15) \end{array} \right.$$

Man bemerke, wie genau die Mutter die Kopfform ihrer Mutter erbt. Die Kinder halten zwischen den beiden Eltern sehr schön die Mitte und sind den drei mesokephalen Grosseltern ähnlich.

$$\begin{array}{r}
 324c. \quad \div 5 \quad 82.0 \\
 + 2 \\
 ?
 \end{array}
 \left. \vphantom{\begin{array}{r} 324c. \\ + 2 \\ ? \end{array}} \right\}
 \begin{array}{r}
 + 3 \\
 \div 3
 \end{array}
 76.5
 \left. \vphantom{\begin{array}{r} + 3 \\ \div 3 \end{array}} \right\} 77.1 \text{ (7)}$$
  

$$\begin{array}{r}
 \div 5 \quad 83.0 \\
 + 4 \\
 + 7 \\
 0
 \end{array}
 \left. \vphantom{\begin{array}{r} \div 5 \\ + 4 \\ + 7 \\ 0 \end{array}} \right\}
 \begin{array}{r}
 + 2 \\
 0
 \end{array}
 78.9
 \left. \vphantom{\begin{array}{r} + 2 \\ 0 \end{array}} \right\}
 \begin{array}{l}
 81.6 \text{ (13), } 80.2 \text{ (11), } 79.6 \text{ (9), } 77.2 \text{ (6),} \\
 76.9 \text{ (5), } 74.6 \text{ (1.5)}
 \end{array}$$

Man möchte im Falle der Familie 324c von einer deutlichen Spaltung unter den Kindern reden, wenn nicht der Abfall der Kephalinges mit dem Alter derselben so auffällig regelmässig wäre, dass man

unwillkürlich an Modifikationen, die sich mit dem Alter ausgleichen, denken muss. Doch könnten einige der Kinder von den beiden Grossvätern recessive Faktoren für Kurzköpfigkeit sehr wohl ererbt haben.

### 3. Verhältnismässig hohe Indices bei den Kindern

$$\begin{array}{rcl}
 84. & \left. \begin{array}{l} \div 1 \\ + 2 \quad 80.4 \\ + 16 \\ + 7 \quad 75.5 \end{array} \right\} & \left. \begin{array}{l} + 4 \\ + 17 \quad 84.7 \end{array} \right\} \\
 & & 85.4 (6), 82.6 (4) \\
 & \left. \begin{array}{l} + 1 \\ + 2 \quad 80.3 \\ + 2 \\ 0 \quad 81.8 \end{array} \right\} & \left. \begin{array}{l} \div 10 \\ \div 1 \quad 85.0 \end{array} \right\}
 \end{array}$$

Die beiden Eltern und ihre Kinder haben hier höhere Kephalexindices als alle vier Grosseltern. Man bemerke, wie der Vater die erhebliche Kopfgrösse seiner Mutter, aber so zu sagen mit umgekehrter Form ererbt hat. Es liesse sich denken, dass sowohl die Breitenköpfigkeit des Vaters wie die Kurzköpfigkeit der Mutter homozygotischer Natur wären, und dass diese Faktoren sich bei den beiden Kindern vereinigt hätten, während sie bei den Grosseltern in heterozygotischer Form vorhanden wären. Sehr befriedigend ist diese Erklärung aber nicht.

$$\begin{array}{rcl}
 324b. & \left. \begin{array}{l} + 7 \\ + 1 \quad 77.0 \\ + 3 \\ + 7 \quad 83.3 \end{array} \right\} & \left. \begin{array}{l} \div 5 \\ + 9 \quad 86.2 \end{array} \right\} \\
 & & \left. \begin{array}{l} \div 6 \\ + 2 \quad 82.8 (15), \quad \div 17 \\ \quad \quad \quad + 2 \quad 88.0 (14), \quad 81.3 (11), \\ \quad \quad \quad 82.4 (10), \quad 86.7 (3), \quad 84.8 (0.5) \end{array} \right\} \\
 & \left. \begin{array}{l} \div 4 \\ + 4 \quad 83.0 \\ + 7 \\ 0 \quad 78.0 \end{array} \right\} & \left. \begin{array}{l} \div 2 \\ \div 6 \quad 77.8 \end{array} \right\} \\
 & & \left. \begin{array}{l} \div 2 \\ + 8 \quad 86.2 (16), \quad 84.9 (8), \quad 81.3 (5), \quad 88.6 (2) \end{array} \right\}
 \end{array}$$

Die starke Neigung zur Brachykephalie bei der zahlreichen Nachkommenschaft lässt sich offenbar weder durch die Annahme von Do-

minanz oder von Recessivität der Brachykephalie zur Mesokephalie lediglich erklären. Dagegen liesse sich annehmen, dass beim Vater sowohl die Kurzköpfigkeit wie die Breitköpfigkeit homozygotischer Natur wären, und zwar der erste Charakter mit Recessivität, der zweite mit Dominanz, während bei der Mutter sowohl die Kurzköpfigkeit wie die Schmalköpfigkeit homozygotischer und recessiver Natur wären. Wenn so der Fall wäre, sollten alle Kinder kurze und breite Köpfe mit brachykephalen Indices besitzen. Die recht grosse Diversität unter den Kindern würde aber durch diese Annahmen nicht erklärt. Offenbar sind die Verhältnisse mehr verwickelt.

$$\begin{array}{l}
 32e. \quad \left. \begin{array}{l} \div 1 \quad 77.2 \\ \div 5 \quad 79.2 \\ 0 \quad 79.2 \\ \div 3 \quad 84.0 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 5 \quad 76.6 \\ \div 9 \quad 81.7 \end{array} \right\} 85.0 (0.5) \\
 \left. \begin{array}{l} 0 \quad 79.2 \\ 0 \quad 84.0 \\ 0 \quad 84.0 \\ + 6 \quad 84.0 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} + 3 \quad 81.7 \\ + 4 \quad 81.7 \end{array} \right\} 84.7 (5), 87.5 (4)
 \end{array}$$

Da die Kinder zu jung sind für richtige Beurteilung der Grössenverhältnisse ihrer Köpfe, möchte ich hier auf den Versuch einer näheren Erklärung verzichten.

$$\begin{array}{l}
 245a. \quad \left. \begin{array}{l} + 5 \quad 84.3 \\ + 14 \quad 84.3 \\ \div 1 \quad 79.7 \\ \div 3 \quad 79.7 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} + 6 \quad 78.2 \\ + 2 \quad 78.2 \end{array} \right\} 85.0 (4) \\
 \left. \begin{array}{l} + 2 \quad 80.5 \\ + 4 \quad 80.5 \\ + 8 \quad 77.7 \\ 0 \quad 77.7 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} 0 \quad 85.5 \\ + 9 \quad 85.5 \end{array} \right\} \begin{array}{l} \div 5 \quad 85.0 (19), \quad 0 \quad 81.5 (17), \quad \div 1 \quad 82.3 (15), \\ + 3 \quad 86.0 (11), \quad + 1 \quad 85.3 (8) \end{array}
 \end{array}$$

Auffallend ist die Kurzköpfigkeit der brachykephalen, 19 jährigen Tochter, indem ja die Brachykephalie der Mutter und des Grossvaters väterlicher Seite umgekehrt auf Breitköpfigkeit beruht. Dass die Brachykephalie der Mutter nicht einen dominanten „Typus“ dar-



stellt, ist einleuchtend. Eine einfache Erklärung der Verhältnisse ist hier offenbar völlig ausgeschlossen.

In den beiden folgenden Familien sind je einer der Eltern (der mit \* bezeichnete) Geschwister:

$$\begin{array}{l}
 3e. \quad \left. \begin{array}{l} \div 6 \quad 84.5 \\ + 5 \\ \div 11 \quad 80.2 \\ \div 10 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 3 \quad 83.3* \\ + 6 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 18 \quad 86.2 (5), \quad 91.7 (0.2) \\ \div 2 \end{array} \right\} \\
 \left. \begin{array}{l} + 2 \quad 82.5 \\ + 8 \\ \div 2 \quad 84.5 \\ + 5 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 2 \quad 80.7 \\ + 5 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 11 \quad 83.7 (4), \quad \div 24 \quad 90.5 (2), \quad 90.7 (1), \\ \div 4 \quad 90.3 (0.2) \end{array} \right\} \\
 3g. \quad \left. \begin{array}{l} + 7 \quad 77.8 \\ + 4 \\ + 5 \quad 77.3 \\ \div 2 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} + 3 \quad 80.6 \\ + 5 \end{array} \right\} \\
 \left. \begin{array}{l} \div 6 \quad 84.5 \\ + 5 \\ \div 11 \quad 80.2 \\ \div 10 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 7 \quad 87.7* \\ + 5 \end{array} \right\} \left. \begin{array}{l} \div 21 \quad 95.0 (1.5) \\ + 6 \end{array} \right\}
 \end{array}$$

Die Kinder scheinen in diesen beiden Familien alle ausgesprochen breitköpfig (N. B. die Kopfbreite des 1.5 jährigen Mädchens!), die jüngsten und am meisten brachykephalen zugleich deutlich grossköpfig zu sein. Ich bin sehr geneigt, die Hyperbrachykephalie dieser Kinder, sowie auch die einiger der jungen Kinder der nächst oben angeführten Familien, zum Teil darauf zurückzuführen, dass ihre Köpfe schon früh verhältnismässig gross geworden sind, wodurch eine ererbte Disposition für Brachykephalie sich stark accentuiert habe, und sehe es als wahrscheinlich an, dass sich die ausgesprochene Hyperbrachykephalie der jungen Kinder mit dem späteren Wachstum wieder zum grossen Teil ausgleichen werde. Auch FRETZ macht darauf aufmerksam, dass eine auffällige Brachykephalie oder Hyperbrachykephalie bei einem einzigen oder bei einigen wenigen Mitgliedern einer Geschwisterschaar oft mit Grossköpfigkeit verbunden ist.

Trotzdem scheint FRETs geneigt zu sein, solche Fälle, wo unter den Kindern eine extreme Kopfform verbreitet ist, die in der Ascendenz nicht oder jedenfalls nicht dermassen ausgesprochen vorkommt, sei es wie hier eine Hyperbrachykephalie oder wie in einigen der zuerst angeführten Familien eine Dolichocephalie, auf eine den betreffenden Familien zukommende „Präponderanz“ für diese Kopfform zurückzuführen. Ich muss offen gestehen, dass es mir nicht gelungen ist darüber ins Klare zu kommen, was er mit diesem Ausdruck in dieser Verbindung eigentlich meine. Die Einführung derartiger Begriffe scheint mir aber zu bedeuten, dass man nicht nur für den einzelnen Fall auf eine befriedigende Erklärung zunächst verzichten muss, sondern dass man eine wissenschaftliche Erklärung des ganzen Problems überhaupt in Abrede stellt. Trotz aller Schwierigkeiten, die sich einer gemeingültigen Erklärung der Erbllichkeit der Kopfform bis jetzt entgegenstellen, habe ich mich bei Durchmusterung der zahlreichen Familien FRETs's doch nie versucht gefühlt, mit anderen Ursachen als Mendelschen Erbfaktoren und einer mehr oder weniger regelmässig verlaufenden Entwicklung und Ossifikation des Schädels zu rechnen.

#### 4. Stärkere Diversität bei den Kindern

$$\begin{array}{l}
 82d. \begin{array}{l} + 3 \\ + 1 \\ \text{ca} \end{array} \left. \begin{array}{l} 77.6 \\ 77.5 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 0 \\ + 3 \end{array} \left. \begin{array}{l} 80.0 \\ 80.0 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 77.2 (4), 73.8 (2) \\ 80.3 (7) \end{array} \\
 \begin{array}{l} + 7 \\ + 9 \\ + 3 \\ + 12 \end{array} \left. \begin{array}{l} 81.0 \\ 86.0 \end{array} \right\} \begin{array}{l} + 7 \\ + 7 \end{array} \left. \begin{array}{l} 81.5 \\ 81.5 \end{array} \right\}
 \end{array}$$

Man staunt hier über die Dolichocephalie des jüngeren Sohns.

$$\begin{array}{l}
 182b. \begin{array}{l} + 9 \\ + 8 \\ 0 \\ + 4 \end{array} \left. \begin{array}{l} 79.6 \\ 83.0 \end{array} \right\} \begin{array}{l} + 2 \\ + 7 \end{array} \left. \begin{array}{l} 83.7 \\ 83.7 \end{array} \right\} \begin{array}{l} 82.6 (11), 81.7 (9), 79.4 (1) \\ 77.5 (12), 84.7 (8), 85.3 (5), 80.8 (4) \end{array} \\
 \begin{array}{l} 0 \\ + 3 \\ + 8 \\ + 1 \end{array} \left. \begin{array}{l} 77.5 \\ 85.2 \end{array} \right\} \begin{array}{l} + 2 \\ + 3 \end{array} \left. \begin{array}{l} 81.3 \\ 81.3 \end{array} \right\}
 \end{array}$$





men und Vermutungen und Mutmassungen durchhelfen und des Wissens entbehren!

Das Einzige, dass ich noch jetzt als sicherstehend betrachten möchte, ist dass die Kopfform in ihrer erblichen Konstitution sehr kompliziert ist. Bezüglich der Frage, ob hinter den Erbfaktoren, die die Kopflänge und die Kopfbreite, sowie auch die Kopfgrösse, in verschiedener Weise beeinflussen, noch etwas stecke, dem der Wert primärer, genuiner Kopftypen zukomme, darf ich auf Grund meiner Untersuchungen am Material FRETS's keine sichere Meinung haben. Doch erscheint mir bezüglich der Mesokephalie eine solche Annahme recht naheliegend, obwohl eben diese Kopfform in sehr vielen Fällen unzweifelhaft stark heterozygotischer Natur ist. Für das Vorhandensein genuin dolichokephaler und brachykephaler, bzw. hyperbrachykephaler Typen habe ich aber in den Familien FRETS's nur sehr spärliche Belege finden können und möchte die Frage als völlig unentschieden dahinstellen.

Bei Durchmusterung der Tabellen FRETS's bekommt man den Eindruck, dass die Kopfform der Väter sich etwas mehr bei den Söhnen als bei den Töchtern geltend macht, während für die Kopfform der Mütter das Umgekehrte gilt. Dieser, zwar nicht sehr deutliche Unterschied dürfte wohl ganz einfach das Ergebnis des allbekannten Geschlechtsunterschieds im Baue des Schädelgewölbes darstellen.

Ehe ich das in vielen Hinsichten sehr wertvolle Material FRETS's verlasse, kann ich die Äusserung nicht zurückhalten, dass ich den Verdacht hege, dass in diesem Material verhältnismässig viele Köpfe vorhanden sind, die, wenn auch nicht eigentlich pathologisch gestaltet — FRETS macht ausdrücklich darauf aufmerksam, dass er solche Köpfe ausser Acht gelassen habe — so doch durch unregelmässiges Wachstum modifiziert seien. Inwieweit dies damit im Zusammenhang stehen könnte, dass das Material so zu sagen von einem Irrenhaus als Centrum hinaus gesammelt worden ist, darüber darf ich selbstverständlich keine Meinung haben.

---

In Anschluss an einer anthropologischen Untersuchung der Bevölkerung zweier benachbarten, durch eine Waldstrecke von einander getrennten Kirchspiele, Selbu und Tydalen, im Trøndelagen, hat der norwegische Militärarzt H. BRYN auch die Erbllichkeit des Keph-

index, sowie der Haar- und Augenfarbe, an einigen dort ansässigen Familien untersucht.

Während der Mittelwert des Kephalexindex für ganz Norwegen wahrscheinlich etwa 78 beträgt, findet BRYN für die Bevölkerung Selbus den Mittelwert von 80.1 und für die Tydalens den Mittelwert von 76.9. Er ist der Meinung, dass die Mehrheit der Bevölkerung der beiden Gemeinden der grossen, blonden nordischen Rasse angehörig sei, bei der der Kephalexindex um 77.5 schwankt. Dieser Rasse sei aber in Selbu von Alters her recht viele Elemente der alpinen Rasse beigemischt worden, die einen Kephalexindex von etwa 83 besitzt. Diese Rasse mache sich auch in Tydalen in geringen Spuren bemerkbar. Hier habe sich aber die nordische Rasse mit einem eigenartigen, hochgewachsenen und dunklen Menschenschlag vermischt, der einen Kephalexindex von ungefähr 73 besitzen solle und in Selbu nicht vorkomme.

BRYN liefert in seiner Abhandlung über die Erbliehkeitsverhältnisse eine Verzeichnung von 38 Familien, die aus den beiden Eltern und ihren Kindern bestehen. Die Zahl der Kinder beträgt 106. Aus dem Verhalten der Kephalexindices in diesen Familien ist BRYN zu dem Schlusse gelangt, dass die Brachykephalie sowohl über Dolichokephalie wie über Mesokephalie dominiert, und betrachtet es ausserdem als sehr wahrscheinlich, dass auch die Dolichokephalie über Mesokephalie dominiert.

Ich habe mich davon nicht überzeugen können, dass die angeführten Familien für diese Schlüsse besonders starke Belege liefern. Finden sich doch z. B. in der Nachkommenschaft mesokephaler Eltern, neben vielen mesokephalen auch einige dolichokephale und brachykephale Kinder, was die Annahme einer völligen Recessivität der Mesokephalie durchaus widerlegt. Die Tatsache, dass die grosse Mehrheit der Kinder brachykephaler Eltern zugleich brachykephal und nur sehr wenige mesokephal sind, würde dann auch eher zu Gunsten einer Recessivität als einer Dominanz der Brachykephalie über die Mesokephalie sprechen, indem ja die Annahme, dass die allermeisten Individuen, die das dominante Merkmal tragen, homozygotischer Natur seien, sehr unwahrscheinlich ist.

Es lässt sich nicht leugnen, dass BRYN die ganze Sache ziemlich einfach angreift, indem er von der Voraussetzung als von etwas feststehendem ausgeht, dass man nur mit drei festen Kopftypen, denen die Indexwerte 73, 77.5 und 83 entsprechen, zu rechnen brauche, und dass

die überaus zahlreichen Abweichungen von diesen Werten lediglich einer rein individuellen, nicht erblichen Variabilität zuzuschreiben seien. Auch scheint er bei der Beurteilung der Erblichkeitsverhältnisse die absoluten Werte der Kopfdimensionen sowie die Körpergrösse ausser Acht gelassen zu haben, obwohl er selbst an anderen Stellen die Abhängigkeit des Kephalex von diesen Werten stark hervorgehoben hat. Nur durch diese Vereinfachung des Problems könnte BRYN aus seinen Familien auch den Schluss ziehen, dass Kinder, bei deren Eltern verschiedene „Kopftypen“ vertreten sind, nie intermediäre Kopfformen bekommen.

Mir scheinen die Familien BRYNS wie die FRETSS's nur das eine zu beweisen, dass die Kopfform zwar vererbbar ist, ihre Vererbung aber durch mehrere Faktoren vermittelt wird, über deren Charakter und Bedeutung wir nichts näheres wissen.

---

Soweit mir bekannt, ist bezüglich der Erblichkeit der Kopfform bei Menschen noch keine einzige Beobachtung in der Literatur beschrieben worden, die der nächsten Forderung der exakten Erblichkeitsforschung entspricht. Der nämlich, in Bezug auf die zu untersuchende Eigenschaft mit ungemischten Stammformen zu tun zu haben, oder das Verhalten dieser Eigenschaft in den ursprünglichen Rassen, aus denen die betreffende Population besteht, wenigstens genau zu kennen. Auch ist es wohl sehr zu befürchten, dass sich diese Sachlage in der Zukunft nicht viel bessern werde. Mit um so grösserem Interesse habe ich im grossen Werke von PEARSON, NETTLESHIP und USHER „A Monograph on Albinism in Man“ (Part. II, S. 482 flg.) den Bericht ihrer Kopfmessungen bei Hundekreuzungen gelesen <sup>1)</sup>.

Es handelt sich um eine Kreuzung zwischen Pekinesern (albinotischen) und pomerischen Zwergspitzen. Die erstere Rasse ist ausgesprochen brachykephal mit einer Variationsbreite des Kephalex von 79 bis 88 und einem Mittelwert desselben von 83. Die zweite ist stark do-

---

<sup>1)</sup> Ich verdanke dem norwegischen Erblichkeitsforscher Dr. CHR. WRIEDT den freundlichen Hinweis auf diesen Bericht, sowie den Aufschluss, dass er selbst bei Kreuzung langköpfiger und kurzköpfiger Hunderassen in der  $F_1$  Generation recht verschiedene Kopfformen beobachtet habe, unter denen sich auch deutliche Zwischenformen fanden.



lichokephal, indem der Kephalex zwischen 62 und 71 schwankt und einen Mittelwert von 68 besitzt. Die Masse der Kopflänge und Kopfbreite, die an lebenden Tieren genommen wurden, entsprechen zwar nicht den bei Menschen benutzten, indem die Kopflänge zum Vorderrand des Nasenseptums gemessen wurde, während die grösste Kopfbreite bei Hunden der Jochbogenbreite entspricht. Auch waren die Messungen nach Aussage der Verfasser mit vielen Fehlerquellen behaftet. Andererseits ist das Material ja insoweit sehr günstig, als die Variationsbreiten der beiden Rassen durch acht Indexeinheiten von einander getrennt sind. Interessant ist zu bemerken, wie schön für beide Hunderassen die Variationsbreite des Kephalex mit der bei „ungemischten“ Menschenrassen gefundenen übereinstimmt.

Die Indexwerte der für die Kreuzungen benutzten, Stammtiere sind leider nicht angegeben worden. Aus den Kreuzungen ergab sich eine  $F_1$  Generation, die aus elf Jungen bestand. Bei ihnen wurden folgende Kephalex gefunden:

65, 66, 69\*, 69\*, 70, 71, 73\*, 73, 76, 78\*, 79\*

Bei sechs der  $F_1$  Bastarden lag der Kephalex somit innerhalb der Variationsbreite der Zwergspitzen, bei einem innerhalb der Breite der Pekineser, bei vier war er intermediär.

Von den mit \* bezeichneten Individuen wurde in nicht näher angegebener Weise eine  $F_2$  Generation erzeugt. Dieselbe bestand aus acht Jungen mit folgenden Kephalex:

58, 65, 68, 69, 70, 72, 77, 83

Das heisst, ein Junges hatte einen noch niedrigeren Kephalex als bei den Zwergspitzen gefunden wurde <sup>1)</sup>, fünf schliessen sich dieser Rasse an, ein war intermediär und ein hatte genau den Mittelindex der Pekineser.

Endlich wurde ein  $F_2$  Bastard mit einem Kephalex von 72 auf einen reinen Pekineser rückgekreuzt. Daraus ergaben sich zehn Jungen, bei denen die Kephalex sich folgendermassen verhielten:

66, 67, 68, 71, 73, 76, 76, 76, 80, 81,

---

<sup>1)</sup> Von den von ihm untersuchten Tamil-Malayenmischlingen berichtet B. HAGEN: „Bei der zweiten Kreuzung (ein Viertel Tamil-, drei Viertel Malayenblut) tritt der überraschende Rückschlag der Schädelänge auf den langschädelligen Urtypus ein, der oft so stark ist, dass er sozusagen über das Ziel, nämlich den Urtypus, hinausschiesst“ (nach Eugen Fischer „die Rehobother Bastards“ angeführt).

d. h., vier Jungen mit Zwergspitzen-, zwei mit Pekineser- und vier mit intermediären Indices.

Die Verfasser sind selbst der Meinung zugeneigt, dass bei ihren Hunderassen die Kopfform ebenso wenig wie die Form der Nase und der Schnauze sowie die Pigmentierungen nach den Mendelschen Regeln vererbt wird. Ich kann dieser Auffassung nicht beipflichten, meine im Gegenteil, dass ihre Befunde von Aufspaltung einer komplexen „Eigenschaft“ ein sehr schönes Beispiel liefern. Zwar findet man bei diesen Kreuzungen eine starke Neigung zur Dominanz für die dolichokephale Rasse, die Sache ist aber offenbar keine ganz einfache, und es treten deutliche Zwischenformen in nicht geringer Zahl auf (Neukombination von Genen). Es ist wohl zu vermuten, dass dem Menschenkopf keine einfachere genotypische Grundlage zukomme wie dem Hundskopf!

## II. EIGENE UNTERSUCHUNGEN

Bei Beurteilung der Kopfdimensionen der erwachsenen Individuen in unserem Material habe ich nicht die Mittelwerte dieser Dimensionen allein, sondern zugleich die Körpergrösse berücksichtigt. Da wir in dieser Hinsicht keine derartig sichere und gemeingültige Anhaltspunkte besitzen, dass es möglich wäre, mit einigermaßen mathematischer Genauigkeit zu verfahren, habe ich aber die Abweichungen von den für die betreffenden Körpergrössen zu vermutenden Mittelwerten nicht in Zahlen ausgedrückt, sondern lediglich durch Zeichen. Dabei habe ich nur für die Kopfgrösse, insoweit dieselbe von der grössten Länge und Breite des Kopfes abhängt, ein Zeichen angeführt, indem ich bei der Schätzung derselben die beiden Dimensionen addiert habe. Die Zeichen, die ich benutzt habe, sind folgende:

= d. h. ein mittelgrosser Kopf.

> und < d. h. ein etwas grosser oder kleiner Kopf (Abweichung ca 5 mm.).

>> und <<< d. h. ein grosser oder kleiner Kopf (Abweichung ca 8—14 mm.)

>>> und <<<< d. h. ein sehr grosser oder kleiner Kopf (Abweichung 15 mm. und mehr).

Es ist offenbar, dass durch diese Ausdrucksweise eine recht willkürliche Schätzung der Kopfgrössen angedeutet wird, doch gibt dieselbe, wie ich glaube, mit dem Kephalindex zusammen eine so korrekte Vor-

stellung von der Form und den Dimensionen der Köpfe, wie es mit unserem jetzigen Wissen auf einfache Weise möglich wäre. Jedenfalls ist ihre Genauigkeit entschieden grösser als wie die der sicherlich oft trügerischen Zahlenangaben, die ich für das Material FRET'S benutzt habe. Muss es doch im voraus als sehr wahrscheinlich angesehen werden, dass z. B. die grossen Köpfe in vielen Fällen eben von entsprechend grossen Menschenkörpern herumgetragen worden sind.

Nehmen wir als einfaches Beispiel an, dass der Mittelwert des Kephalex für erwachsene Frauen 80 betrüge und dass wir einige Frauen mit Index 84 vor uns haben. Wird dann ein Kopf als mittl-gross bezeichnet, so muss er natürlich etwas kurz und etwas breit sein, während ein etwas grosser Kopf breit und von etwa mittlerer Länge und ein grosser Kopf sehr breit und zugleich etwas lang sein müssen.

1. In *Haalandsdal*, einer kleinen entlegenen Gemeinde in Midthordland im westlichen Norwegen, haben wir im Ganzen 101 männliche und 90 weibliche Individuen untersucht.

Die mittlere Körpergrösse betrug bei

59 Männern von 21 bis 55 Jahren 173 cm. (162—187)

55 Frauen „ 20 „ 55 „ 161 „ (150—171)

Die mittlere Kopflänge betrug bei

74 Männern von mehr als 20 Jahren 195 mm. (183—205)

65 Frauen „ „ „ 18 „ 187 „ (175—199)

Die mittlere Kopfbreite betrug bei

74 Männern von mehr als 20 Jahren 154 mm. (144—166)

65 Frauen „ „ „ 18 „ 147 „ (135—155)

Der mittlere Kephalex betrug bei

77 Männern von mehr als 16 Jahren 78.6 (73.5—84.5)

66 Frauen „ „ „ 16 „ 78.4 (73.5—83.5)

22 Knaben „ weniger als 16 Jahren 78.4 (75.5—82.5)

22 Mädchen „ „ „ 16 „ 79.2 (74.5—84.5)

Von der Berechnung der Mittelwerte der Kephalex der Kinder habe ich zwei Knaben und zwei Mädchen mit hyperbrachykephalen Indices ausgeschlossen. Ich werde unten auf diese Kinder zurückkommen. Von den übrigen 187 Individuen hatten 16 pct. dolichocephale, 67.4 pct. mesocephale und 16.6 pct. brachycephale Indices. Bei gut 85 pct. lag der Kephalex zwischen 75.5 und 81.5. Die Kephalex der 187 Individuen ergeben eine Variationskurve, die ihren Gipfel an



78.5 und eine deutliche Ausbiegung an 75.5 hat, sonst aber eben ist.

Die Natur der Variabilität stützt den unmittelbaren Eindruck, dass die Bevölkerung Haalandsdals wenig vermischter nordischen Herkunft sei.

170 der untersuchten Individuen gehören 17, zum Teil sehr unvollständigen Familien an, die auf der Tabelle 2 (S. 34) und in den Figuren 3—5 wiedergegeben sind (die Quadrate geben die männlichen, die Zirkel die weiblichen Individuen, die Zahlen unterhalb der Quadrate und Zirkel die vollendeten Lebensjahre der Kinder an).

Wie ersichtlich ist, macht sich in einigen der Familien (1*a*, 2, 3, 4 und 6) die Dolichocephalie stark geltend, während andere (1*d*, *e* und *f*, 10, 15*a* und *c*, 16) fast rein mesokephal sind. Die Brachycephalie aber stellt eine mehr sporadische Erscheinung dar (vgl. 7, 8*a*, 11*d*, 15). In der Nachkommenschaft dolichocephaler Eltern treten neben dolicho-

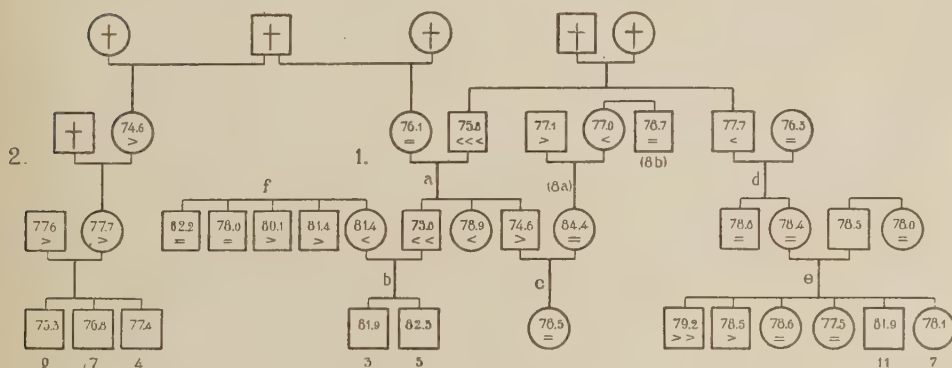


Fig. 3. Fam. 1 und 2.

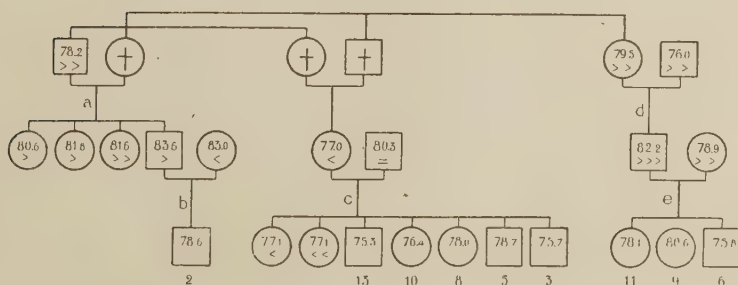


Fig. 4. Fam. 11.

TABELLE 2

Fam.	Vater	Mutter	Söhne	Töchter	Ergänzungen
3a	†	74.9 >	75.3 < <, 73.5 =	74.5 =	Die Mütter in 3a und 3b sind Halbschwestern.
3b	80.0 > >	76.3 > >	75.1 > >		
4a	76.4 >	78.8 >			Der gestorbene Vater in 4b war Sohn der Eltern in 4a.
4b	†	78.8 <		75.4 (8)	
	76.5 >	†	81.1 < <, 78.8 <	77.0 =, 80.1 >	
6	76.7 >	76.9 > >	79.0 > >, 75.6 >	73.6 =	
7	79.3 >	79.5 =	82.1 (14), 80.0 (12), 76.8 (9)	78.1 (7), 87.5 (4), 78.2 (2)	Die Mutter in 7 ist aus Nordfjord.
8a	77.1 > >	77.0 <		84.4 = (vgl. Fig. 3 Fam. 1)	Die Mutter in 8a und die Väter in 8b und 8c sind Geschwister. Die Mutter in 8c ist aus Voss und scheint brachykephal zu sein. Die Mutter in 8b hat eine Schwester mit 80.1 < und einen jungen Brudersohn mit 75.7.
8b	78.7 >	79.1 <		79.8 <, 80.5 <, 81.0 (12)	
8c	76.7 >	br ?		82.5 >	
9	75.6 > >	?	81.0 <	78.4 <	
10	78.7 =	78.3 =	76.4 =, 78.7 =	77.1 =	
12a	?	79.1 =	79.0 =, 84.5 < (b)		
12b	84.5 < (a)	78.8 < <	76.8 (11), 77.6 (5), 80.1 (3)	81.4 =, 78.8 (13), 76.4 (7), 82.9 (1)	Der zweite Sohn in 12a ist der Vater in 12b.
13	85.0 <	?	79.6 < (15), 75.1 (12)		Die Mutter in 12b hat einen Bruder mit 75.7 >.
14	80.7 < <	81.4 > >	79.9 <, 76.9 (13), 78.7 (11)	81.1 =	Der Vater des Vaters in 13 hat 81.0 <.
16	78.4 < <	77.5 >	79.2 >, 80.0 =, 79.8 =	81.9 (9)	Der zweite und der dritte Bruder in 16 sind identische Zwillinge. Der Vater in 16 hat einen Bruder mit 80.0 < <, die Mutter eine Schwester mit 83.8 <.
17a	?	77.9 >	79.0 >, 77.8 <	81.9 <	Die Mutter in 17a hat eine Schwester mit 75.5 < <.
17x	?	?	78.6 (6)	79.0 >, 74.2 (10)	Der Vater in 17b war ein Bruder der Geschwister in 17a.

kephalen Kindern auch mesokephale, in derjenige mesokephaler Eltern auch dolichocephale Kinder auf, so dass man auch hier nicht von Kopftypen sprechen kann, von denen der eine über den anderen dominiere. In den oben erwähnten mesokephalen Familien scheint immerhin die Mesokephalie verhältnismässig homozygotischer Natur zu sein, während in anderen Fällen, besonders in 7, die Nachkommenschaft mesokephaler Eltern eine recht starke Diversität aufweist. Für die Familie 7 könnte die Erscheinung einer stärkeren Spaltung vielleicht damit zusammenhängen, dass die Mutter nicht aus Haalandsdal, sondern aus Nordfjord stammt, wo die Brachykephalie mehr verbreitet

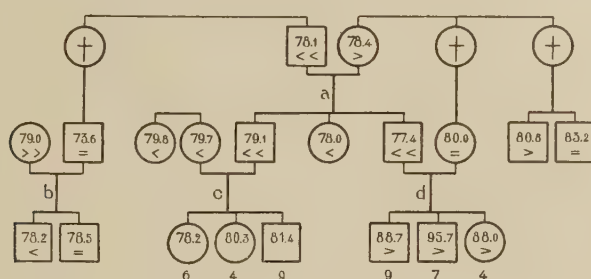


Fig. 5. Fam. 15.

ist als in Haalandsdal. Die Hyperbrachykephalie der vierjährigen Tochter möchte man geneigt sein, auf eine Modifikation zurückzuführen, doch handelt es sich hier nicht, wie in der Mehrheit ähnlicher Fälle, um einen grossen, sondern eher um einen kleinen (kurzen) Kopf. Das Mädchen ist immer völlig gesund und kräftig gewesen. Es wäre ja möglich, dass es von beiden Eltern recessive Faktoren für Kurzköpfigkeit übernommen hätte.

Der Gedanke scheint mir gestattet, dass wir in Haalandsdal mit einer Mischung zweier genuinen (oder primären) Kopftypen, und zwar eines dolichocephalen und eines mesokephalen, zu tun haben, die in dieser isoliert gelegenen Gemeinde vielleicht durch lange dauernde Insucht einigermassen reingezüchtet worden seien. In der Tat ist die mehr spärlich vorhandene Dolichocephalie im oberen, durch eine kleine Waldstrecke vom unteren getrennten Teil der Gemeinde am stärksten vertreten, und die meisten Leute jener besonders entlegenen Gegend sind mit einander ziemlich nahe verwandt und scheinen etwa demselben Familientypus anzugehören. Wenn dieser Gedanke, die ich nur vermutungsweise aussprechen möchte, das richtige treffe, sind aber jeden-



falls noch andere (sekundäre) Erbfaktoren mit im Spiele, durch die die Länge, die Breite und die Grösse des Kopfes auf verschiedene Weise beeinflusst werden, so dass aus einem primär mesokephalen Kopf vielleicht einmal ein dolichokephaler, ein anderes Mal ein brachykephaler Kopf sich ergeben könnte. Und ich sehe es als sehr wahrscheinlich an, dass die allermeisten brachykephalen Köpfe in Haalandsdal sich auf diese Weise den mesokephalen anschliessen (vgl. doch die Geschwister f in Fam. 1, Fig. 3).

Es erübrigt noch, den drei hyperbrachykephalen Geschwistern der Familie 15d (Fig. 5) eine nähere Erwähnung zu tun. Diese Familie ist überwiegend mesokephal. Die Eltern der erwähnten Kinder sind Vetter und Cousine. Der Vater ist ein Vetter der brachykephalen Tochter in 8a, die Mutter hat einen brachykephalen Vetter. Es liesse sich somit zur Not denken, dass die Brachykephalie aller Kinder auf recessive Faktoren, die von beiden Eltern übernommen wären, zum Teil zurückzuführen wäre. Doch sollte man, wenn dem so wäre, bei ihnen eher eine Kurzköpfigkeit erwarten, im Gegenteil sind sie aber alle deutlich breitköpfig. Während der Vater mit einer Körpergrösse von 185 cm. (+ 12) eine Kopfbreite von 151 mm. (+ 3) und die Mutter mit einer Körpergrösse von 163 cm. (+ 2) eine Kopfbreite von 148 mm. (+ 1) verbinden, beträgt die Kopfbreite beim neunjährigen Sohne schon 157 mm. (+ 4), beim siebenjährigen Sohne 155 mm. (+ 2) und bei der vierjährigen Tochter 146 mm. (+ 1). Dabei scheint nur beim stark hyperbrachykephalen zweiten Sohne die Kopflänge etwas klein, bei den beiden anderen Kindern aber verhältnismässig gross zu sein (vgl. die untenstehende Tabelle).

Diese Familie, die sich durch ihre ausschliesslich hyperbrachykephalen Kinder so erheblich von allen anderen, in Haalandsdal untersuchten Familien unterscheidet, nimmt auch in einer anderen Hinsicht eine Sonderstellung ein. Während die übrigen Familien als Bauernleute in ihrem Heimatsort wohnen, hat der Vater der hyperbrachykephalen Kinder an der Universität studiert und ist Gymnasiallehrer geworden. Auch ist die Familie in den ersten Jahren der Ehe ziemlich viel umhergefahren. Da sie jetzt in Kristiania ansässig ist, habe ich sie vor Kurzem wieder aufgesucht um die drei Kinder nochmals zu messen. Bei dieser Gelegenheit habe ich noch von einem dritten Sohne, der nach der ersten Messung geboren wurde, Messungen genommen. Die Ergebnisse der beiden Messungen sind in der Tabelle 3 (S. 37) angeführt.

TABELLE 3

	Körpergrösse	Kopflänge	Kopfbreite	Kephalindex
Sohn I 9 J.	139.5 cm.	177 mm.	157 mm.	88.7
„ „ 10 <sup>10</sup> / <sub>2</sub> „	155 „	179 „	158 „	88.3
Sohn II 7 <sup>3</sup> / <sub>12</sub> J.	121 „	162 „	155 „	95.7
„ „ 10 „	133 „	164 „	154 „	93.9
Tochter 4 <sup>4</sup> / <sub>12</sub> J.	100 „	166 „	146 „	88.0
„ 7 <sup>2</sup> / <sub>12</sub> „	115 „	166 „	148 „	89.2
Sohn III 2 <sup>3</sup> / <sub>12</sub> J.		156 „	140 „	89.7

Wie zu ersehen ist, haben sich die Köpfe der drei Kinder in den beinahe drei Jahren, die zwischen den beiden Messungen verflossen sind, wenig verändert. Wenn beim zweiten Sohne die Kopfbreite bei der letzten Messung um einen Millimeter kleiner als beim ersten gefunden wurde, mag dies natürlich von einem Messungsfehler herrühren, doch sehe ich es bei weitem nicht als unwahrscheinlich an, dass eine excessive Kopfdimension bei jungen Kindern während des weiteren Wachstums des Kopfes sich tatsächlich etwas verkleinern könnte.

Bei der letzten Gelegenheit habe ich auch die Schwester des Vaters, die Volksschulelehrerin ist, wieder getroffen und ihren Kopf näher gemustert. Ich habe dabei ihren Kephalindex etwas höher als das erste Mal, immer doch mesokephal gefunden. Diese Schwester unterscheidet sich von ihren beiden Brüdern darin, dass ihr Kopf eine ausgesprochen viereckige Form besitzt und den Köpfen der vier Kinder auffallend ähnlich sieht. Auf dem ersten Blick möchte man sie entschieden für brachykephal schätzen. Das rührt davon her, dass ihre Stirn sehr breit, steil und gerade ist, die Kopfbreite ist aber verhältnismässig wenig grösser als die Stirnbreite und der Kopf eher klein als gross. Auch das Hinterhaupt ist bei dieser Tante steilgestellt und flach, ähnlich wie bei den Kindern. Würde ihr Kopf oberhalb der Ohren etwas in die Breite gezogen, so würde er den Köpfen der Kinder ungemein ähnlich werden. Dieselbe Kopfform, nur weniger ausgesprochen, haben wir auch beim alten Grossvater beobachtet. Die Grossmutter aber be-

sass wie ihre beiden Söhne eine fliehende Stirn und einen deutlich ausgeladenen Hinterkopf.

Bei den vier Kindern erscheint der Kopf, ähnlich wie bei allen übrigen Mitgliedern der Familie, an der Basis ziemlich schmal, nimmt aber nach oben stark an Breite zu und zeigt von oben betrachtet eine ausgesprochen rektanguläre, oder beim zweiten Sohne fast quadratische Form. Ihre Stirnen sind breit und steil, dabei erinnert der Vorderkopf des kleinen Mädchens aber recht viel an dem ihrer Mutter, der sich durch stark nach vorne gebogenen Temporalinien und tiefe Temporalgruben auszeichnet.

Die Mutter erzählt, dass alle ihre Kinder von der Geburt aus künstlich ernährt wurden, immer aber gut gediehen sind. Die drei älteren sind als Säuglinge sehr dick und schwer gewesen und haben erst mit 18 Monaten frei herumlaufen können. Der zweite Sohn ist etwas weniger kräftig als die Geschwister gewesen und hat sich am Hinterhaupt lange kahl gehalten. Sie glaubt auch, dass die Köpfe ihrer Kinder sich ziemlich lange weich gehalten haben, was wohl bedeutet, dass die Fontanellen sich etwas spät geschlossen haben. Dass ihnen jemals der Kopf auffallend schnell gewachsen sei, hat sie nicht bemerkt. An Rachitis ist nie gedacht worden. Der zweite Sohn ist mit etwa vier Jahren auf einem Schiffe aufs Hinterhaupt gefallen und hat sich dadurch eine Hirnerschütterung hingegeben, doch sei wohl kaum dieser Unfall für seine excessive Hyperbrachykephalie verantwortlich zu machen. Der jüngste Sohn ist auf andere Weise als die Geschwister ernährt worden, er ist weniger dick gewesen und hat ein wenig früher, doch immerhin etwas spät (mit 16—17 Monaten), gehen gelernt. Mit gut zwei Jahren stellt er jetzt ein erfreuliches Bild blühender Gesundheit und kindlicher Lebendigkeit dar. Übrigens haben sich alle vier Kinder in geistiger Hinsicht schnell entwickelt und scheinen wohl begabt zu sein. Der zweite Sohn gehört in seiner Klasse zu den mittleren Schülern, während der ältere Sohn und die Schwester sich unter den gescheitesten befinden.

Ich habe diese kleine Familie so ausführlich besprochen, weil der Fall an verschiedene Fragen streift, die bezüglich der Herkunft der Brachykephalie, bzw. Hyperbrachykephalie, erörtert worden sind. So hat man z. B. einen zunehmenden Brachykephalismus als ein Zeichen der „Degeneration“ aufgefasst und dieselbe zum Teil mit lange getriebener Inzucht in Verbindung gesetzt. Dass in Haalandsdal die mei



sten Individuen seit vielen Generationen mehr oder weniger nahe mit einander verwandt sind, lässt sich nicht leugnen, dazu kommt in unserem Falle die nahe Verwandtschaft zwischen den Eltern. Doch ist hervorzuheben, dass der Vater der Mutter eben nicht aus Haalandsdal stammt, sondern aus einer Nachbargemeinde. Auch sind die Eltern einander wenigstens äusserlich sehr unähnlich, was zwar für unsere Frage nicht viel bedeutet. Dass die Hyperbrachykephalie dieser vier Kinder zum Teil in Verwandtschaftsehen ihre Ursache haben könne, ist wohl denkbar, von einer Degeneration lässt sich aber bei dermassen wohl entwickelten Kindern kaum sprechen, auch nicht beim zweiten Sohne, obwohl sein Kopf offenbar nicht als „normal“ gestaltet zu bezeichnen ist. Ich möchte die Sache so deuten, dass alle diese Kinder vielleicht gewisse Erbfaktoren übernommen haben, die für Brachykephalie disponieren, dass aber die Schädelbasis bei ihnen ziemlich schmal und dabei nicht sehr lang gewesen sei, und dass die Seitenwände des Schädels dadurch stark in die Breite getrieben worden seien, dass das Gehirn schon früh angefangen sei, stärker als die Schädelbasis zu wachsen. Dass daraus sich keine kugelige, sondern vielmehr stark eckige Köpfe ergeben haben, sei wohl eben auf die erbten Entwicklungstendenzen zurückzuführen. Möglich wäre es wohl auch, dass mechanische Einflüsse (spätes Gehen) zur Ausbildung dieser sehr flachen Hinterköpfe etwas beigetragen haben könnten, doch darf ich bezüglich dieser Frage keine bestimmte Meinung haben. Von einer durchgemachten Hydrokephalie habe ich kein Symptom finden können.

Dass das schnelle und etwas unproportionierte Wachstum der Schädel (Gehirne) dieser Kinder zu den, von denen der Vorfahren verschiedenen, an Eindrücken viel reicheren Lebensverhältnissen in Beziehung stehen, in denen sie von der Geburt her (und schon vor der Geburt!) gelebt haben, kann, wie mir scheint, wenigstens nicht ausgeschlossen werden. Weiter möchte ich mich auf den gefährlichen Weg der Hypothesen nicht wagen.

2. In *oberem Eidfjord*, ähnlich wie Haalandsdal eine entlegene Gegend unweit vom Hardangerfjord, haben wir 42 männliche und 39 weibliche Individuen gemessen, von denen die Mehrheit erwachsen waren.

Die mittlere Körpergrösse betrug bei

31 Männern mit 21 bis 55 Jahren	175.5 cm.	(164—184)
27 Frauen „ 18 „ 55 „	163 „	(156—172)

Die mittlere Kopflänge betrug bei

36 Männern mit mehr als 20 Jahren	194 mm.	(180—204)
34 Frauen „ „ „ 18 „	187 „	(173—199)

Die mittlere Kopfbreite betrug bei

36 Männern mit mehr als 20 Jahren	153 mm.	(145—162)
34 Frauen „ „ „ 18 „	147 „	(140—153)

Der mittlere Kephalindex betrug bei

40 Männern mit mehr als 16 Jahren	79.7 (73.5—85.5)
37 Frauen „ „ „ 16 „	79.1 (75.5—83.5)

Von sämtlichen 81 Individuen hatten 15 pct. einen dolichokephalen, 56 pct. einen mesokephalen und 29 pct. einen brachykephalen Index.

Diese Bevölkerung ist im Ganzen der von Haalandsdal recht ähnlich, nur scheint die Körpergrösse etwas grösser zu sein, während die Brachykephalie auf Kosten der Mesokephalie etwas zugenommen ist.

Die Ergebnisse der spärlichen Familienuntersuchungen sind auf der untenstehenden Tabelle 4 (S. 41) wiedergegeben.

Leider bestehen unsere Familien aus Eidfjord nur aus zwei Generationen und sind ausserdem recht unvollständig, und die Aufschlüsse, die sie geben können, sind deshalb sehr dürftig. Die Familien 18 zeigen eine Mischung von Mesokephalie und Brachykephalie mit wechselnder Kopfgrösse und scheinen eine gewisse Dominanz der grösseren Kopfdimensionen den kleineren gegenüber anzudeuten. In der Familie 21 begegnet uns vielleicht eine genuine Brachykephalie.

3. In den beiden benachbarten Kirchspielen *Luster* und *Hafslo*, die die inneren Äste des langen und engen Sognefjords umgeben und landwärts durch hohe Gebirge abgesondert sind, haben wir im Ganzen 111 männliche und 80 weibliche Individuen untersucht.

Die mittlere Körpergrösse betrug bei

60 erwachsenen Männern	171.5 cm.	(160—186)
53 „ Frauen	160 „	(151—169)

Die mittlere Kopflänge betrug bei

68 Männern mit mehr als 20 Jahren	195 mm.	(181—218)
56 Frauen „ „ „ 18 „	185 „	(172—201)

TABELLE 4

Fam.	Vater	Mutter	Söhne	Töchter	Ergänzungen
18a					
18b	77.3 = (a)	76.9 > >	77.3 = (b)	76.2 =, 76.4, > 75.3 =, † (d)	Die dritte Schwester in 18a hat einen Sohn mit 77.9 =.
18c				78.9 > >	
18d	85.2 < < (c)	† (a)	85.2 < < (d), 84.2 > (e), 82.9 = (f)	77.7 > >	Die Mutter in 18b hat eine Schwester mit 78.8 >.
18e	84.2 > (c)		80.5 <	79.3 =	(die Zusammenhänge der Familien 18 dürften aus den zugefügten Buchstaben verständlich sein).
18f	82.9 = (c)	79.8 =	79.7 <	83.8 <	
19	81.9 <	75.6 >	78.5 =		
			80.5 <		
20	76.5 >	81.1 <	75.0 <, 82.4 (9)	78.4 > (11), 81.8 (6)	
21	82.8 =	83.2 <	82.0 =, 82.5 =, 84.2 >		
22		77.9 >		75.6 >, 80.2 >	
23			75.3 < <	81.1 <, 76.6 <	



Die mittlere Kopfbreite betrug bei

68 Männern mit mehr als 20 Jahren 159 mm. (145—173)

56 Frauen „ „ „ 18 „ 152 „ (140—165)

Der mittlere Kephalexindex betrug bei

72 Männern mit mehr als 16 Jahren 81.6 (72.5—87.5)

61 Frauen „ „ „ 16 „ 82.0 (74.5—89.5)

39 Knaben „weniger „ 16 „ 81.5 (74.5—86.5)

19 Mädchen „ „ „ 16 „ 81.5 (76.5—87.5)

Von sämtlichen männlichen Individuen hatten 5.4 pct. einen dolichocephalen, 38.7 pct. einen mesocephalen, 47.8 pct. einen brachycephalen und 8.1 pct. einen hyperbrachycephalen Index ( $47.8 + 8.1 = 55.9$  pct.). Von sämtlichen weiblichen Individuen hatten 1.25 pct. einen dolichocephalen, 35 pct. einen mesocephalen, 53.75 pct. einen brachycephalen und 10 pct. einen hyperbrachycephalen Index ( $53.75 + 10 = 63.75$ ). Da wir uns bei unseren Untersuchungen mit Vorliebe an bestimmten Familien gehalten haben, geben die angeführten Werte keinen ganz wahren Ausdruck vom Verhalten des Kephalexindex in den betreffenden Gemeinden. Bei einer gleichzeitigen Untersuchung der Rekruten aus Luster und Hafslo (173 Männer mit 21 Jahren) wurde ein etwas niedrigerer Mittelwert des Kephalexindex, nämlich 80.2, und bei 54.8 pct. einen mesocephalen Index gefunden. Wenn oben für Kinder ein etwas niedrigerer Mittelwert des Kephalexindex als für Erwachsene angegeben worden ist, mag dieser Befund darauf zurückzuführen sein, dass recht viele der ausserhalb der Familien gemessenen Individuen eben Kinder waren.

Wie dem aber auch sei, immerhin zeichnet sich die Bevölkerung im inneren Sogn durch eine verbreitete Brachycephalie und Hyperbrachycephalie, sowie durch eine erhebliche mittlere Kopfbreite aus. Gleichzeitig deutet die Variationsbreite des Kephalexindex auf eine viel stärkere Mischung hin, als in den früher erwähnten Gegenden. Die Variationskurve für sämtliche 191 Individuen ist denn auch ziemlich unregelmässig, der höchste Gipfel entspricht der Klasse 80.5 (25 Individuen), etwas niedrigere Gipfel fallen in den Klassen 77.5 (15 Ind.) und 85.5 (17 Ind.) Die Kurve ist im Ganzen an der Seite der hohen Indices am stärksten entwickelt.

Die Ergebnisse der Familienuntersuchungen sind in den Figuren 6 bis 9 sowie in der Tabelle 5 wiedergegeben. Wir werden mit den beiden grössten Familien anfangen.

Fam. 24 (Fig. 6).

Es dürfte gleich auffallen, dass die alte Urgrossmutter, die einen sehr langen und mässig breiten Kopf besitzt, fünf lebende Kinder (a) hat, die alle ausgesprochen breit- und kurzköpfig sind. Der zweite Sohn (86.2 <) ist als junges Kind kränklich gewesen und hat angeblich an Rhachitis stark gelitten. Er ist geistesschwach. Die übrigen vier Geschwister sind kräftig und, wenigstens die drei verheirateten, sehr wohl begabt. Es dürfte wohl mit grösster Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass ihr Vater (der gestorbene Urgrossvater) kurz- und breitzköpfig und in dieser Hinsicht annähernd homozygotischer Konstitution gewesen sei. Auch möchte man zunächst geneigt sein, anzunehmen, dass wir hier mit einer Brachykephalie zu tun hätten, die über Mesokephalie dominiere. Wenn so der Fall wäre, sollten die fünf (sechs) Geschwister alle brachy-mesokephale Heterozygoten darstellen. Diese Annahme könnte sich auch leidlich gut mit dem Verhalten ihrer nächsten Nachkommenschaft vertragen, wenn die Mutter in *b* als homozygotisch mesokephal, und die Mutter in *h* als homozygotisch brachykephal aufgefasst würden. Freilich wäre man dann genötigt, von den „individuellen Variationen“ abzusehen. Auch muss auffallen, dass von den sechs Kindern in *b* nur eines brachykephal ist, ganz besonders aber, dass wir in der jüngsten Generation, unter den vier Kindern in *d* drei Dolichokephale antreffen, obwohl in ihrer

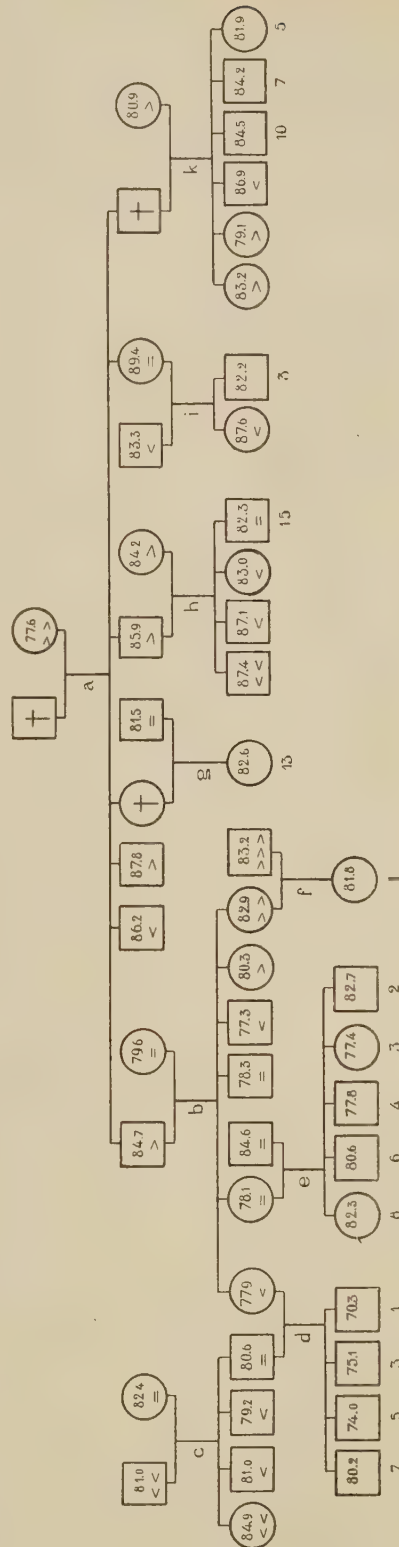


Fig. 6. Fam. 24.

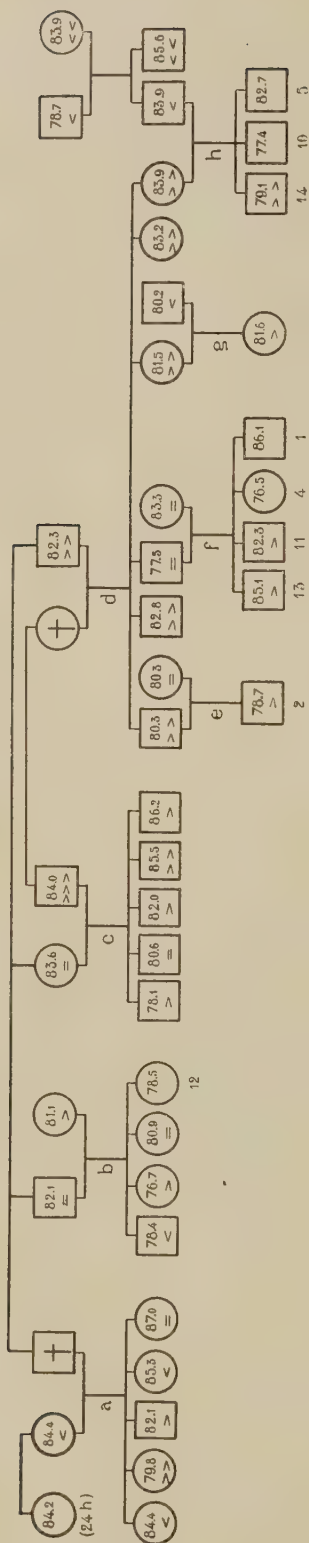


Fig. 7. Fam. 25.

nahen Ascendenz sich keine Dolichokephalen befinden. Diese drei Kinder erscheinen deutlich langköpfig, wie es die Urgrossmutter ist, auch könnten sie von der kleinköpfigen Familie ihres Vaters Faktoren für Schmalköpfigkeit ererbt haben. Wollen wir aber ihre Dolichokephalie auf diese Weise erklären, dann würde das ganze Verhalten nichts weniger als einfach — was wohl auch stimmen möchte. Was aber die Dolichokephalie dieser drei kleinen Geschwister betrifft, liegt die Vermutung doch nahe, dass sie nicht lediglich durch ererbte Faktoren, sondern zum Teil auch durch Modifikation hervorgerufen sei, obwohl die Kinder in jeder Hinsicht völlig normal entwickelt zu sein scheinen.

Auch in *e* sind die Kephalindices der Kinder im Ganzen niedriger als zu erwarten, wenn die Brachykephalie über die Mesokephalie dominiere. In *h* dagegen wird man bei der erheblichen Kürze der Köpfe der beiden erwachsenen, kräftigen und wohlbegabten Söhne etwas stutzig, auch wenn man hört, dass ihre Mutter eine kurzköpfige Schwester hat (die Mutter in der Familie 25a (Fig. 7). Überhaupt können wir beim Versuch, die Erblichkeitsverhältnisse in der recht individuenreichen Familie 24 zu analysieren, dem Schlusse kaum entgehen, dass, wenn auch primäre Faktoren für Brachykephalie und Mesokephalie hier vielleicht mit einander alternieren, sie jedenfalls von einem Wechselspiel mehrerer anderen (sekundären) Erbfaktoren in oft täuschender Weise begleitet werden.

Fam. 25 (Fig. 7).

Auch aus dieser Familie könnte sich für die Annahme, dass die Brachykephalie über die Mesokephalie dominiere, einige Belege ergeben,



indem in der Nachkommenschaft brachykephaler Eltern einige mesokephale Kinder auftreten. Doch ist die Frage damit offenbar bei weitem nicht abgemacht. Von besonderem Interesse sind die beiden grossköpfigen Familien *c* und *d*, wo die vier Eltern zwei Geschwisterpaare darstellen. Der Vater in *c* hat einen ungemein grossen Kopf, indem er mit etwa mittlerer Körpergrösse eine Kopflänge von 205 mm. (+ 10) und eine Kopfbreite von 173 mm. (+ 14) verbindet. Von seinen fünf kräftigen Söhnen hat einer dieselbe Kopflänge wie der Vater, zwei eine etwas kleinere (200 mm.), der eine dieser letzteren hat zugleich eine Kopfbreite von 170 mm. Die beiden Söhne mit dem höchsten und dem niedrigsten Kephalindex sind die grössten der fünf Söhne (181 und 183 cm.). Die Kephalindices der Söhne scheinen eine deutliche Spaltung anzuzeigen.

Die gestorbene Mutter in *d* hat, auch nach Fotografien zu urteilen, wahrscheinlich einen recht ähnlichen Kopf wie der Bruder gehabt. Ihr Mann zeichnet sich unter seinen Geschwistern durch seinen grossen Kopf und zugleich durch besondere Gescheitheit aus. Von den sechs Kindern haben die fünf sehr grosse Köpfe, nur bei einem Sohne ist der Kopf verhältnismässig schmal und der Kephalindex deshalb niedrig (77.5). Bei seinen Kindern (*f*) scheint der grosse (breite) Kopf wieder zum Vorschein zu kommen, was auf eine Recessivität der grösseren Kopfbreite der kleineren gegenüber hindeuten könnte. Auch in *h* scheinen die drei Söhne alle grossköpfig zu sein, obwohl ihr Vater und die Eltern sowie der Bruder desselben kleinköpfig sind. Der 14 jährige, 159 cm. grosse Sohn hat schon eine Kopflänge von 201 mm. und eine Kopfbreite von 159 mm. Für ihn und den zweiten Bruder haben wir notiert, dass sie stark ausgeladene Hinterköpfe besitzen. Ich bedauere sehr, dass wir bei unseren Familienuntersuchungen nur in einzelnen Fällen auf diesen wichtigen morphologischen Charakter Acht gegeben haben. Bezüglich der Deutung der Erblichkeitsverhältnisse schliesst sich diese Familie übrigens der Familie 24 an.

#### Fam. 26 (Fig. 8).

Der Vater der drei verheirateten Brüder war ein Bruder der Mutter der vier Geschwister der ersten Generation in der Familie 25. Alle die

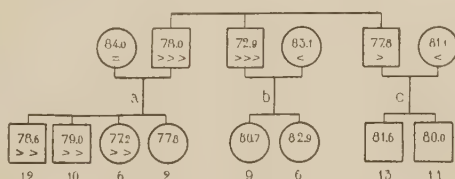


Fig. 8. Fam. 26.

drei Brüder, besonders aber die zwei älteren, sind ungemein kräftige und grobgebaute Männer. Der älteste (*a*) ist 184 cm. gross und besitzt

eine Kopflänge von 214 mm. (+ 19) und eine Kopfbreite von 167 mm. (+ 8), der zweite (b) hat mit einer Körpergrösse von 182 cm. sogar eine Kopflänge von 218 mm. (+ 23), während die Kopfbreite dem Mittelwert entspricht. Bei diesen beiden Brüdern ist die Oberschuppe des Hinterhauptbeins stark ausgeladen und durch eine Einsenkung an der Stelle der kleinen Fontanelle von den Scheitelbeinen abgesetzt, so wie es ANDERS RETZIUS als ein typisches Merkmal vieler dolichocephaler nordischer Kranien schon im Jahre 1843 beschrieben hat. Beim dritten Bruder ist dieses Merkmal weniger ausgesprochen. Die excessive Kopflänge des zweiten Bruders scheint durch eine erhebliche Verdickung der ganzen Gegend um die Protuberantia occipitalis externa herum hervorgerufen zu sein. Wenn man von der Ausladung des Hinterhauptes absehe, würde man dem allgemeinen Baue des Gehirnschädels gemäss alle diese drei Brüder unbedingt für Brachykephale (Breitköpfe) halten.

Der älteste Bruder hat eine brachykephale Frau geheiratet, die nicht in Sogn einheimisch war, sondern aus Jäderen, das sich durch eine stark brachykephale Bevölkerung auszeichnet, gebürtig war. Sie hat einen mittelgrossen, oder eher etwas kleinen, Kopf mit flachem, steilgestelltem Hinterhaupt. Die vier Kinder haben alle grosse Köpfe, die dem des Vaters sehr ähnlich sehen und eine deutlich ausgeladene Hinterhauptsschuppe besitzen. Der zweite, dem Index nach dolichocephale Bruder hat von einer brachykephalen, etwas kleinköpfigen Frau aus Luster zwei Töchter, die wie die Mutter flache Hinterköpfe, dabei aber verhältnismässig grössere Köpfe wie die Mutter besitzen. Wenn die ausgeladene Hinterhauptsschuppe der beiden Väter homozygotischer Natur wäre, was nach der starken Ausbildung dieses Merkmals bei ihnen zu vermuten wäre, sollte dieses Merkmal somit im ersten Falle dem flachen Hinterhaupt gegenüber dominant, im zweiten Falle recessiv sein, was viel-

leicht darauf hindeuten könnte, dass die Brachykephalie auf Jädern in ihrer genotypischen Grundlage von derselben in Sogn verschieden sei.

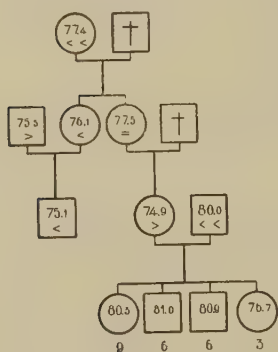


Fig. 9. Fam. 27.

Fam. 27 (Fig. 9).

Zur Abwechslung begegnet uns hier eine Familie, in der Schmalköpfigkeit stark hervortritt, die aber, ihrer Unvollständigkeit wegen, über die Erbliehkeitsverhältnisse keine einigermaßen sichere Aufschlüsse liefern kann.

TABELLE 5

Fam.	Vater	Mutter	Söhne	Töchter	Ergänzungen
28a		75.3 > *			
28b	77.6 > *	81.1 > > (a)	76.7 (11), 80.0 (4)	79.1 > > >, 81. > > (b) 80.2 (9)	Die Mutter in 28a hat einen Brudersohn mit 79.6 > > >
29a	79.7 > *		76.9 = (b)		
29b	76.9 = (a)	86.8 < <	79.9 (2.5)	83.3 > (11), 87.7 (8)	
30	78.6 =	81.6 > >	84.0 >	82.6 > >	
31	85.7 >	80.2 =	82.1 >		
32	82.0 > >		86.7 <, 84.4 < (13)		Der Vater in 32 hat einen Bruder mit 87.2 > > >
33	86.2 > >		84.0 > >, 81.2 >, 79.0 =, 83.3 =, 80.0 =	80.1 > >, 85.6 <, 87.4 <	
34	85.2 >		80.8 > >	84.1 <, 87.4 < <	
35		85.0 > >			



Die übrigen, recht unvollständigen Familien aus innerem Sogn sind in der Tabelle 5 (S. 47) verzeichnet worden. Die beiden ersten Familien (28 und 29) sind gemischt, indem die mit \* bezeichneten Individuen aus Lom in Gudbrandsdalen, die übrigen aus Luster sind. Von besonderem Interesse ist, wegen des grossen Unterschieds der Kopfformen der beiden Eltern, die Familie 29b. Der Gedanke liegt nahe, dass der Vater bezüglich der Kopflänge heterozygotisch sei, indem grosse Länge über kleine dominiere. Die Töchter könnten dann von beiden Eltern recessive Faktoren für Kurzköpfigkeit übernommen haben. Doch ist die ältere, nur mässig brachykephale Tochter nicht eigentlich kurzköpfig, und das ganze Verhalten offenbar mehr kompliziert.

Die letzten Familien der Tabelle geben zu keinen speciellen Bemerkungen Anlass.

Es muss jedem aufmerksamen Beobachter auffallen, dass die Bevölkerung, die wir jetzt besprochen haben, obwohl sie unzweifelhaft sehr viele echt nordische Elemente enthält, doch in vielen Hinsichten recht eigenartig ist. Es ist hier nicht der Ort, weder die allgemeinen anthropologischen Eigentümlichkeiten, noch die Herkunft des Menschen-schlages, der im inneren Sogn der nordischen Rasse beigemischt worden sei, zu erörtern. Die einheimische Tradition weiss von verschiedenen mehr oder weniger abenteuerlichen Fremden zu erzählen, die in der Vergangenheit von Südeuropa nach diesen Gemeinden getrieben seien und sich hier niedergelassen haben. Jedenfalls handelt es sich unzweifelhaft um eine alte Mischung, und später haben sich die Leute wenigstens während einiger Jahrhunderte wieder und wieder unter einander verheiratet ohne viel fremdes Blut aufzunehmen. Obwohl wir hier keine ganz nahen Verwandtschaftsehen angetroffen haben, haben wir sicherlich die Ergebnisse einer wiederholten Verflechtung der nämlichen Genenlinien vor den Augen gehabt. Ich möchte die auffällige Breitköpfigkeit, die uns in dieser Gegend begegnet, mit einer durch Inzucht bewirkte Häufung verschiedener, für Brachykephalie disponierenden Erbfaktoren in Verbindung setzen. Von einem einzigen, leidlich gut zu charakterisierenden, brachykephalen „Typus“ lässt sich hier nicht reden, vielmehr zeigen die brachykephalen Köpfe sehr verschiedene Formen. Einmal steigen das Hinterhaupt und die Seitenwände des Kopfes von einem breiten Nacken säulenähnlich empor, ein anderes Mal wird ein fast kugelter Kopf mit aufgeblähten Seitenwänden von

einem schmalen Nacken getragen. Auch wenn die Basis des Schädels augenscheinlich breit ist, können die Seitenwände ziemlich stark ausgeladen sein, wodurch Hyperbrachykephalie sich ergibt. Neben den vielen Breitäpfeln findet man dann auch ausgesprochene Kurzköpfe, die zugleich verhältnismässig schmal, dabei aber meistens hoch sind. Und endlich kommen recht viele Breitäpfel vor, die mesokephale oder in einzelnen Fällen sogar dolichokephale Indices besitzen.

Nicht weniger eigenartig als bezüglich des morphologischen Verhaltens des Hirnschädels ist die Bevölkerung, die die fruchtbaren, von hohen Gebirgen umkranzten Ufern der inneren Äste vom Sognefjord bewohnt, in geistiger Hinsicht. Was vor allem auffällt, ist eine sonderbare Mischung von Aufgewecktheit, Gescheitheit und frischer Initiative mit einem weit verbreiteten Hange zu depressiven Gemütszuständen. Man trifft viele Originale und viele Geistesschwache. Auch körperliche Zeichen einer Entartung kommen nicht ganz selten vor. So fehlt z. B. dem 15 jährigen, geistig völlig normalen Sohne in der Fam. 24h ein Ohrmuschel fast ganz, und sein Kopfhaar ist fleckenweise grau und wie verwelkt. So sieht man dann hier, wie ich glaube, wie wohl in recht vielen norwegischen Gemeinden, bei einer im ganzen guten Bevölkerung die erfreulichen und die üblen Folgen alter Inzucht, das Vorzügliche und das Untaugliche, sich neben einander entfalten. Die intelligenten Leute spüren selbst das etwas bedenkliche in der ganzen Sachlage und fangen mit voller Bewusstheit an „frisches Blut“ gern zu haben.

Vielleicht könnte man auch die Brachykephalie, oder vielmehr die Hyperbrachykephalie, zum Teil als ein Zeichen der Degeneration auffassen. In der Tat haben wir hier nicht selten recht kleinmütige Leute mit breiten, grossen Köpfen getroffen, an denen zu vermuten wäre, dass die Entwicklung von Hirn und Schädel nicht sehr harmonisch verlaufen sei. Das kann ja aber überall vorkommen, und wir haben uns jedenfalls nicht davon überzeugen können, dass in Luster und Hafslo mehr als anderswo bestimmte Kopfformen oder Kopfgrössen, sei es von glücklichen oder unglücklichen Geistesarten bevorzugt wurden.

4. Ehe ich zur Besprechung der letzten Gruppe unserer Familienuntersuchungen übergehe, werde ich noch aus einigen mehr zerstreuten Messungen, die wir vorgenommen haben, drei kleine Familien hervorheben.

*Fam. 36* (gemischte Beamterfamilie aus Kristiania).

$$\begin{array}{l} 74.0 = \left\{ \begin{array}{l} 76.3 > \\ 83.2 > \end{array} \right. \left\{ \begin{array}{l} 82.0 >, 78.3 >, 84.0 > \end{array} \right. (12). \end{array}$$

Die Eltern stammen aus norwegischen Bauerngeschlechtern her. Der Vater hat einen edelgeformten, man möchte sagen rassenreinen „nordischen“ Kopf mit stark ausgeladener Hinterhauptsschuppe. Das letzte Merkmal findet sich beim Sohne, der aber einen etwas kürzeren und breiteren Kopf als der Vater hat, sowie weniger deutlich bei der zweiten Tochter wieder. Die Mutter hat einen flachen, steilgestellten Hinterkopf, der bei den beiden anderen Töchtern wiederkehrt. Die Hälfte der Kinder scheint somit das Hinterhaupt des Vaters, die andere Hälfte das der Mutter ererbt zu haben, ohne dass es möglich ist zu entscheiden, welche der betreffenden allelomorphen Erbfaktoren dominant und welche recessiv seien.

*Fam 37* (Unteroffizierfamilie aus Nordfjord, die Mutter Gasthofswirtin).

$$\begin{array}{l} 82.1 > > \left\{ \right. \\ 78.2 > \left. \right\} 86.6 = (20), 86.2 = (19), 84.6 < (15). \end{array}$$

Die beiden Eltern sind langköpfig, der Vater zugleich breitköpfig. Die drei Töchter haben alle erheblich kurze und etwas breite Köpfe. Die Kurzköpfigkeit erscheint somit als ein recessives Merkmal, das eigentümlich genug bei allen gemessenen Kindern in homozygotischer Weise aufträte. Von den anderen Kindern dieser Familie wurde nur ein einjähriger Sohn beobachtet (und photographiert), er scheint breitköpfig zu sein.

Die Vermutung liegt nahe, dass die Köpfe der drei Töchter (und des kleinen Sohnes?) ihre Form zum Teil einer Modifikation verdanken. Man möchte dann zunächst an ein schnelles Wachstum der Köpfe im Säuglingsalter denken, und ein solches dürfte wohl deshalb nicht auszuschliessen sein, weil die Töchter später verhältnismässig kleinköpfig geworden sind. Wie die Mutter erzählt, sind ihre Kinder nur in den ersten drei Monaten natürlich ernährt worden. Sie haben mit zwölf bis dreizehn Monaten das Gehen gelernt und haben immer einen kräftigen Haarwuchs gehabt. Ich sehe mich genötigt, diese Familie



wie so vielen anderen, wo die Verhältnisse etwas heikel erscheinen, mit einem Fragezeichen beiseite zu legen.<sup>1)</sup>

*Fam.* 38 (stark gemischte Beamtenfamilie aus Kristiania).

$$\begin{array}{l} 75.6 = \left\{ \begin{array}{l} 82.5 > (20), \quad 84.0 < (18), \quad 84.3 > (18). \\ 79.4 > \end{array} \right. \end{array}$$

Es begegnet uns hier wieder eine Familie, in der, ähnlich wie in den Familien 15 und 37, sowie in den Familien 32*a*, 3*e* und 3*g* von FRETZ, alle Kinder erheblich höhere Kephalindices als beide Eltern besitzen. In der *Fam.* 38 sind die jetzt gestorbenen Grosseltern zwar nicht gemessen worden, es muss aber nach der Erinnerung, die durch mehrere photographien gestützt wird, mit grösster Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass die beiden Grossväter brachykephal, die Mutter des Vaters dolichokephal und die Mutter der Mutter mesokephal waren. Auch die beiden Urgrossmütter mütterlicher Seite und der Vater des Vaters Vater sind sehr wahrscheinlich brachykephal gewesen. Der Vater in der *Fam.* 38 hat, ähnlich wie seine Mutter, eine stark ausgeladene Hinterhauptsschuppe und eine in transversaler Richtung vorgewölbte, fliehende Stirn. Der Grossvater mütterlicher Seite hatte einen erheblich grossen, viereckigen Kopf mit flacher, gerader und breiter Stirn, breitem Nacken und flachem, steil gestelltem Hinterkopf. Seine Frau aber hatte eine ziemlich schmale und niedrige Stirn. Bei vier Schwestern derselben liegen die Kephalindices zwischen 77.5 und 81.5, sie haben alle niedrige Stirnen. Die beiden Schwestern

<sup>1)</sup> In diesem Sommer haben wir die Familie 37 wieder besucht und den jüngsten, jetzt vierjährigen Sohn gesehen, ausserdem auch einen zehnjährigen Sohn und eine vierte, fünfzehnjährige Tochter. Leider haben wir aber diesmal keine Gelegenheit gehabt, Messungen vorzunehmen. Wie die drei älteren sind auch die drei jüngeren Kinder deutlich breitzköpfig. Bei der Schwester und dem älteren Bruder haben wir den Kephalindex auf mindestens 84, beim kleinen Bruder, der erheblich grossköpfig ist, auf etwa 80 geschätzt. Im Gegensatz zu seinen Geschwistern ist dieser Knabe grazil gebaut und etwas schwächlich, der eine Fuss ist leicht verbildet (*pes varus*), dabei ist er sehr lebendig und aufgeweckt. Für ihn liege es tatsächlich viel näher als für die fünf älteren Geschwister, an ein atypisches Wachstum des Kopfes zu denken. Möglich wäre es ja, dass eben der niedrige Kephalindex der Mutter das Ergebnis eines modifizierten Wachstums darstelle, obwohl sie eine sehr kräftige Frau ist, während die Brachykephalie der fünf älteren Kinder den ererbten Anlagen sehr schön entspreche.

der Mutter in unserer Familie besitzen die Kephalingindices 78.5 und 80.0. Diese Mutter selbst hat einen Kopf, der dem ihres Vaters recht ähnlich sieht, ihr Hinterkopf ist aber wie der ihrer Mutter ein wenig ausgeladen.

Von den drei Söhnen haben die beiden jüngeren erheblich hohe Köpfe mit flachen, geraden und, besonders beim dritten Sohne, breiten Stirnen sowie sehr flachen, steil gestellten Hinterhaupten. Bei diesen Zwillingenbrüdern, die einander übrigens sehr unähnlich sehen, erscheint die Schädelbasis breit, und die Seitenwände des Kopfes steigen senkrecht empor, ähnlich wie bei ihrer Mutter und noch viel deutlicher bei dem Vater derselben, vielleicht auch beim früh gestorbenen Grossvater väterlicher Seite (der aus Schleswig stammte). Auch der ältere Sohn besitzt einen verhältnismässig hohen Kopf mit breiter, gerader und flacher Stirn, sein Hinterkopf ist aber fast ebenso stark ausgeladen wie beim Vater und dessen Mutter. Ausserdem hat er, ähnlich wie sein Vater, eine deutlich schmale Schädelbasis, und seine Brachykephalie wird dadurch verursacht, dass der Kopf nach oben stark an Breite zunimmt, so dass das Gesicht dreieckig erscheint, wie es sonst bei keinem Mitglied der ganzen Familie zu beobachten ist. Obwohl er bezüglich des Kephalingindex und auch der Stirnbildung den Brüdern nahe steht, macht sein Kopf im Ganzen einen von denen der letzteren sehr verschiedenen Eindruck.

Wenn man die Frage stellen würde, ob die Brachykephalie dieser drei Brüder zum Teil durch ein modifiziertes Wachstum hervorgerufen sei, wäre man wohl am ehesten geneigt, dies für den älteren Bruder zu vermuten. Dieser Knabe hat sich aber in den ersten Lebensjahren besonders ruhig und harmonisch entwickelt. Der dritte Bruder aber, der wie sein Zwillingenbruder nach den ersten zwei Monaten künstlich ernährt wurde, ist in dem späteren Säuglingsalter etwas kränklich gewesen, und sein Kopf hat im zweiten Halbjahr angefangen, auffallend rasch an Grösse zuzunehmen. Auch hat er etwas später als die Brüder, und zwar mit etwa 18 Monaten, frei herumlaufen können. Für ihn wurde tatsächlich an eine Hydrokephalie gedacht. Wie dem auch sei, jedenfalls hat die Krankheit in seiner Kopfform keine deutliche Spur hinterlassen. Er hat sich später in körperlicher und geistiger Hinsicht sehr befriedigend entwickelt, und sein Körper hat allmählig dem Kopfe an Grösse beinahe nachgeholt.

Ich möchte die Verhältnisse in der Fam. 38 am einfachsten so deuten, dass die transversal vorgewölbte, fliehende Stirn und die ausgeladene

Hinterhauptsschuppe je zur breiten, flachen und geraden Stirn und zum flachen, steilgestellten Hinterkopf völlig oder teilweise dominant seien, und dass dasselbe wahrscheinlich mit der länglichen Schädelbasis der mehr quadratischen gegenüber der Fall sei. Der Vater müsste dann im Bezug auf allen diesen drei Merkmalen heterozygotischer Natur sein, während bei der Mutter die recessiven Faktoren für Stirnbildung und Basisform mit den beiden allelomorphen Faktoren für Hinterkopfform vereinigt sein müssten. Der erste Sohn würde die recessive Stirnbildung und die dominante Basis- und Hinterkopfform ererbt haben, und seine grosse Kopfbreite wäre dadurch zu erklären, dass sein Gehirn verhältnismässig stärker als die schon vom Anfang an etwas kleine Schädelbasis gewachsen wäre. Bei den beiden Zwillingen aber müssten alle recessiven Faktoren für die erwähnten Merkmale vereinigt sein. Wenn aber auch diese versuchsweise Deutung in ihren groben Zügen vielleicht etwa das Richtige treffe, sicherlich ist sie jedenfalls viel zu einfach. Ich bin überzeugt, dass den verschiedenen morphologischen Charakteren der Gehirnschädel, ähnlich wie denen der Gesichtszüge, ein recht verwickeltes Spiel der Erbfaktoren zu Grunde liegen. So finden sich z. B. zwischen den ausgesprochen planoccipitalen und curvoccipitalen Köpfen (Toldt) unzweifelhaft mehrere Zwischenformen, und in noch höherem Grade ist dies wohl bezüglich der Stirnform der Fall. Nach dem obigen würde man erwarten, dass die Gehirnschädel der beiden Zwillinge fast wie in einer Form gegossen seien, der eine nur grösser als der andere. Im Gegenteil sind sie aber, besonders betreffs der Stirnbildung, recht verschieden und zeigen je für sich Anklänge an verschiedene Ascendenten.

Bei den drei Söhnen der Fam. 38 sind durch mehrere Jahre Messungen vorgenommen worden. Die wichtigsten Ergebnisse dieser Messungen sind in der Tabelle 6 (S. 54) wiedergegeben. Zum Vergleich sind am Fusse der Tabelle die entsprechenden Masse der Eltern zugefügt.

Wie ersichtlich, sind bei diesen Knaben die Kephhalindices vom neunten bis zum neunzehnten Jahre nicht unerheblich abgefallen, nämlich um 2.4, 3.7 und 3.6 Einheiten. Sehr wahrscheinlich hat wohl (wenigstens bei den Zwillingen) vom Säuglingsalter bis zum neunten Jahre eine noch grössere Abnahme stattgefunden. Der Befund scheint mir darauf hinzudeuten, dass man mit der Beurteilung der Kephhalindices junger Kinder, besonders wenn diese Indices von denen in der Ascendenz gefundenen stark abweichen, sehr vorsichtig sein muss.



TABELLE 6

	Alter	Körperlänge	Kopflänge	Kopfbreite	Kefalindex
I.	8 $\frac{1}{2}$ Jahr		177 mm.	150 mm.	84.3
	10 $\frac{1}{2}$ „	136 cm.	182 „	152 „	83.5
	11 $\frac{1}{2}$ „	140 „	185 „	154 „	83.2
	12 $\frac{1}{2}$ „	143.5 „	185 „	154 „	83.2
	13 $\frac{1}{2}$ „	148 „	187 „	155 „	82.9
	14 $\frac{1}{2}$ „	157 „	188 „	155 „	82.5
	15 $\frac{1}{2}$ „	164 „	191 „	157 „	82.2
	17 „	169.5 „	192 „	158 „	82.3
	18 $\frac{1}{2}$ „	171.5 „	193 „	159 „	82.4
	20 „	172.5 „	194 „	160 „	82.5 >
II.	7 „		170 „	149 „	87.7
	8 $\frac{1}{2}$ „	126 „	173 „	149 „	86.1
	9 $\frac{1}{2}$ „	131.5 „	176 „	150 „	85.2
	10 $\frac{1}{2}$ „	134.5 „	177 „	151 „	85.3
	11 $\frac{1}{2}$ „	140.5 „	177 „	152 „	85.9
	12 $\frac{1}{4}$ „	142.5 „	178 „	152 „	85.4
	13 „	145.5 „	179 „	152 „	84.9
	14 „	150 „	179 „	153 „	85.5
	14 $\frac{1}{2}$ „	151 „	179 „	154 „	86.0
	16 „	164 „	184 „	156 „	84.8
	17 „	172 „	185 „	157 „	84.9
	18 $\frac{1}{2}$ „	176.5 „	188 „	158 „	84.0 <
III.	7 „		181 „	159 „	87.9
	8 $\frac{1}{2}$ „	133.5 „	183 „	159 „	86.9
	9 „	136.5 „	185 „	159 „	86.0
	10 $\frac{1}{2}$ „	144.5 „	188 „	161 „	85.6
	11 $\frac{1}{2}$ „	150.5 „	188 „	162 „	86.2
	12 $\frac{1}{2}$ „	157 „	190 „	163 „	85.8
	13 $\frac{1}{2}$ „	167 „	191 „	164 „	85.9
	14 „	170 „	193 „	164 „	85.0
	15 „	179 „	195 „	165 „	84.6
	17 „	183 „	196 „	165 „	84.2
	18 $\frac{1}{2}$ „	184 „	197 „	166 „	84.3 >
Vater		183 „	201 „	152 „	75.6 =
Mutter		158.5 „	189 „	150 „	79.4 >

Mag sein, dass der Mittelwert des Kephalexindex sich bei den meisten Völkern vom vierten oder fünften Lebensjahre an nur um ungefähr eine Einheit verkleinere, in sehr vielen Fällen ändert sich die Kopfform während des Wachstums unzweifelhaft bedeutend mehr, und zwar, das ist eben die Sache, nicht immer in dieselbe Richtung.

Man bemerke ferner, dass die Kopflänge und die Kopfbreite im erwähnten Jahrzehnt beim ersten Sohne, der eine schmale Schädelbasis hat, deutlich mehr zugenommen hat als beim dritten, bei dem die Schädelbasis breit ist und der Kopf früh gross wurde, obwohl dieser letztere den ersteren an Körpergrösse recht bedeutend überholt hat. Bei allen Brüdern hat die Kopflänge etwa doppelt so viel wie die Breite zugenommen, und zwar ist das stärkste Längenwachstum des Kopfes mit dem des Körpers ungefähr zusammengefallen, während die Breitenzunahme mehr unregelmässig erscheint.

### 5. Lappenfamilien.

In Tysfjord in Nordland hat mein Mann im Jahre 1914 an der dort ansässigen lapplischen Bevölkerung eine Reihe von Massen genommen. Dann haben wir im Jahre 1920 beide zusammen die Gegend besucht um die Untersuchungen zu vervollständigen. Im Ganzen sind 213 Individuen untersucht worden. Die untenstehenden Mittelzahlen fassen auf die im Jahre 1914 ausgeführten Messungen (127 Individuen).

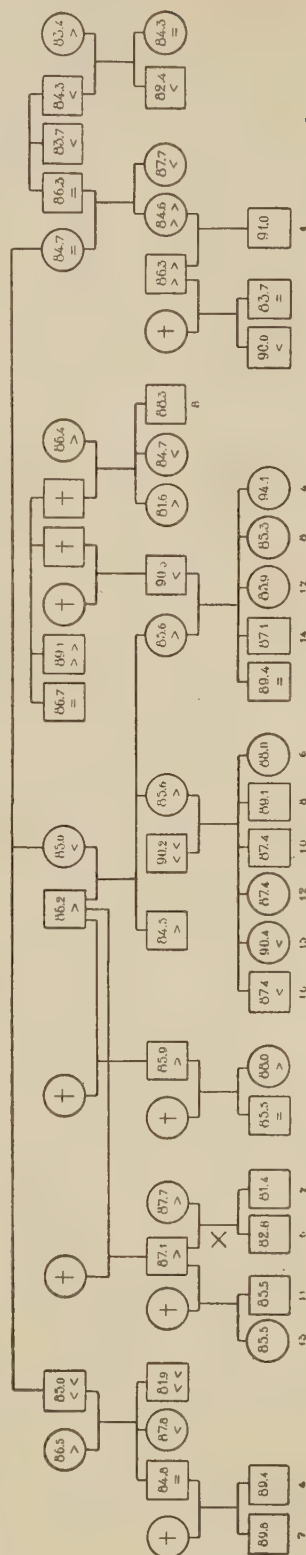


Fig. 10. Fam. 39.

Die mittlere Körpergrösse betrug bei

34 Männern mit 20 bis 60 Jahren 160 cm. (151—174)

37 Frauen „ 18 „ 55 „ 150 „ (139—159)

Die mittlere Kopflänge betrug bei

44 Männern mit mehr als 16 Jahren 184 mm. (175—200)

44 Frauen „ „ „ 16 „ 174 „ (168—188)

Die mittlere Kopfbreite betrug bei

44 Männern mit mehr als 16 Jahren 158.5 mm. (148—173)

44 Frauen „ „ „ 16 „ 154 „ (140—164)

Der mittlere Kephalex betrug bei

44 Männern mit mehr als 16 Jahren 86.1 (81.5—91.5)

44 Frauen „ „ „ 16 „ 86.2 (79.5—91.5)

17 Knaben „weniger „ 16 „ 88.2 (81.5—95.5)

19 Mädchen „ „ „ 16 „ 88.6 (82.5—94.5)

Von diesen 127 Individuen hatten 1.5 pct. einen mesokephalen, 27.6 pct. einen brachykephalen und 70.9 pct. einen hyperbrachykephalen

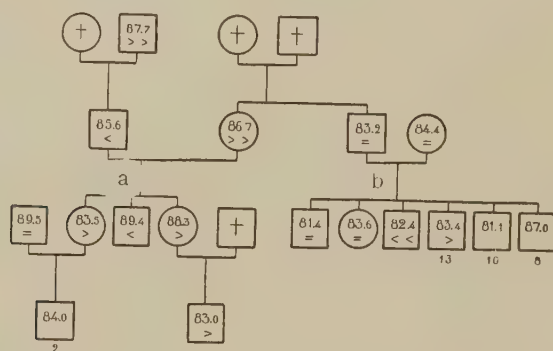


Fig. 11. Fam. 40.

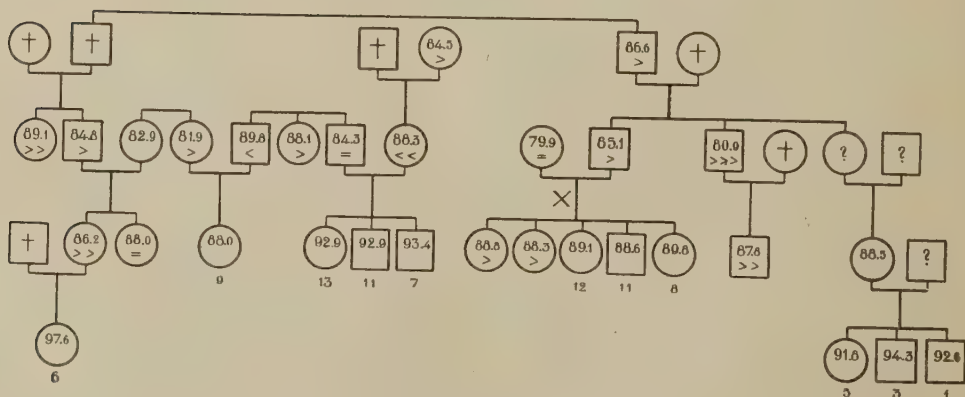


Fig. 12. Fam. 41.



TABELLE 7

Fam.	Vater	Mutter	Söhne	Töchter
44	83.3 =		87.0 < <, 87.4 <	89.3 > >, 87.9 <, 89.9 (12), 92.0 (8)
45	83.1 >		90.6 (11)	
46	83.5 > >	81.7 <	85.2 <	
47		75.9 <	84.5 <, 75.3 <	79.4 <, 79.3 <
48	86.9 >	86.4 > >	83.9 > >, 78.4 =, 85.7 =	85.2 <, 85.6 > >
50			84.4 >	76.6 >

Index. Bei 10.2 pct. betrug der Index mehr als 90. Der Abfall des Kephalindex während des Wachstums scheint mehrere Einheiten zu umfassen, doch ist dies Verhalten sehr ungenügend untersucht.

Dass die Lappen eine verhältniss-

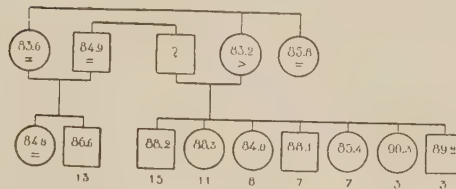


Fig. 13. Fam. 42.

mässig sehr grosse Kopfbreite besitzen, muss gleich auffallen. Aber auch die relative Kopflänge (und Kopfhöhe) ist eher als gross zu schätzen, und die Lappen stellen somit echte Breitköpfe und keine Kurzköpfe dar.

Ich habe die Ergebnisse der Familienuntersuchungen in den Figuren 10 bis 14 (sowie der Tabelle 7) wiedergegeben, obwohl zugegeben werden muss, dass sie sehr wenig merkwürdiges darbieten, was ja auch von einer so wenig aufgemischten Bevölkerung im voraus zu erwarten wäre. Wirklich ungemischte Lappen kommen in Norwegen sicherlich nicht mehr vor, vielmehr muss angenommen werden, dass unsere Lappen seit Alters her dann und wann

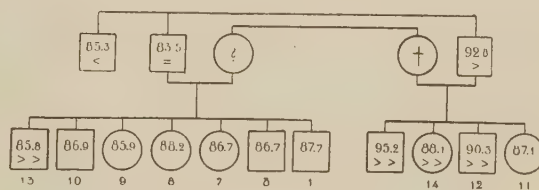


Fig. 14. Fam. 43.

einige Tropfen norwegisches, schwedisches, oder finnisches Blut in ihre Adern aufgenommen haben. Von frischen Beimischungen fremden Blutes wussten keine der von uns untersuchten Individuen zu erzählen, obwohl einige von ihnen, z. B. die Mitglieder der Fam. 40a, abgesehen von ihrer Brechköpfigkeit als echte Vertreter der blonden nordischen Rasse sehr wohl gelten könnten. Die Stammtafeln dürften für sich selbst sprechen. Wie zu ersehen ist, begegnet man hie und da einen verhältnismässig langen Kopf (z. B. bei der Mutter in 41\*), der sich aber auf die Nachkommenschaft nicht zu vererben scheint. Auch kommt es vor, dass die Kinder erheblich niedrigere Kephallindices als die Eltern besitzen (z. B. in 39×). Die Familie 40b zeichnet sich im Ganzen durch verhältnismässig niedrige Indices aus, ihre Mitglieder haben aber ein weit mehr lappisches Aussehen als die der nahe verwandten Familie 40a. Wahrscheinlich trägt die ganze Familie 40 recht vieles und frisches norwegisches Blut in ihren Adern.

Der Vollständigkeit wegen teile ich in der Tabelle 7 noch zwei kleine Lappenfamilien (44 und 45) mit. Ein grösseres Interesse kommt der nächstfolgenden Familie 46 zu, in der der Vater ein Lapp, die Mutter eine reine Norwegerin aus Sönmör ist, einer Gegend, wo viele Brachykephale wohnen. Leider haben diese Eltern nur einen Sohn, der einen noch höheren Kephallindex als der Vater, dabei aber wie die Mutter einen etwas kleinen Kopf besitzt.

Der Professor der Ethnographie an der Universität zu Kristiania O. SOLBERG hat uns mit grösster Liebenswürdigkeit 40 Messblätter überlassen, die von einer von ihm untersuchten, in Grämsyrskogen in Troms Fylke ansässigen Mischbevölkerung herrühren, die aus Lappen, Finnländern und Norwegern zusammengesetzt ist. Aus diesen Blättern habe ich die Familien 47 bis 50 zusammengestellt (Tabelle 7 und Fig. 15). Das grösste Interesse kommt der ersten dieser Familien zu,

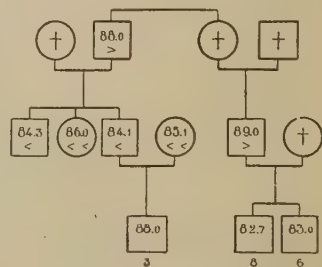


Fig. 15. Fam. 49

indem der Vater angeblich ein reiner Lapp sei, die Mutter aber eine reine Norwegerin, deren vier Grosseltern aus Tönset in Österdalen übersiedelt seien. Der Vater hat einen etwas grossen (sehr breiten) Kopf mit hyperbrachykephalem Index, die Mutter einen etwas kleinen (schmalen) Kopf mit dolichokephalen Index. Die vier Kinder haben

alle etwas kleine Köpfe wie ihre Mutter, dabei hat der ältere Sohn einen brachykephalen, der jüngere Sohn einen dolichocephalen und die beiden Töchter mesokephale Indices. Was den Kephalexindex betrifft, haben wir somit hier ein sehr schönes Bild einer Spaltung in der  $F_1$  Generation vor uns, woraus sich mit unzweideutiger Klarheit ergibt, dass bei den beiden Eltern die Kopfform heterozygotischer Natur ist, und dass man von einer gemeingültiger Dominanz, sei es von der Brachykephalie zur Dolichocephalie oder umgekehrt, nicht sprechen kann. Die beiden Geschwister 50 sind deshalb mitgenommen, weil der Vater ein Finnländer, die Mutter eine Norwegerin waren. Auch hier haben wir somit mit einer Spaltung in der „ $F_1$  Generation“ zu tun.

Obwohl in diesen Mischfamilien verschiedener Rassen die Grosseltern nicht (und die Eltern nur teilweise) gemessen worden sind, habe ich sie doch als sehr geeignet gefunden, die Reihe unserer Beobachtungen abzuschliessen, indem sie von der komplexen Natur des „Charakters“, den wir Kephalexindex nennen, ein klares Bild liefern.

### III. SCHLUSSBETRACHTUNGEN

Mit Recht würde man mir vorwerfen, dass die positiven Aufschlüsse, die ich bezüglich der Erbllichkeit der Kopfform habe liefern können, gar zu spärlich und unsicher sind, um die Veröffentlichung aller diesen Familienmasse und meistens recht langweiligen Familienerörterungen zu rechtfertigen. Bin ich mich doch selbst sehr wohl bewusst, dass ich jetzt, als ich meinen kleinen Aufsatz zu beendigen bereit bin, mich eigentlich erst am Eingange zur Erforschung dieses schwierigen Problems befinde. Um so mehr muss ich hoffen, dass es mir gelungen sei, die negativen Ergebnisse meiner Untersuchungen so klar hervortreten zu lassen, dass ich dadurch etwas beigetragen habe, die Forschung von einem, wie ich glaube, wenig glücklichen Weg abzulenken und zu einer klareren Fragestellung zu leiten. Ich meine den Weg, der zur Erforschung der genotypischen Grundlage der verschiedenen Kopfformen in einer gemischten Bevölkerung, deren ursprüngliche Bestandteile man nicht kennt, mittels des Kephalexindex führen solle — sei es auch, dass man auf die absoluten Werte der Kopflänge und der Kopfbreite, sowie auf die Körpergrösse, die gehörige Rücksicht nehme, sei es, dass man mit oder ohne Statistik, mit etwa vier oder vierhundert Familien arbeite. Das einzige, das mit unzweideutiger Klarheit aus den obigen



Darstellungen erhellen dürfte, ist wohl, dass diese Grundlage sehr komplizierter Natur ist und dass die endgültige Kopfform nicht in allen Fällen lediglich durch ihr bestimmt wird, dass aber der Kephalex ein viel zu grober Schlüssel darstellt, um uns durch dies Labyrinth sehr weit vorwärts helfen zu können.

Seitdem der Längenbreiten-Index des Kopfes seinen Siegeslauf durch die anthropologische Wissenschaft angefangen hat, haben sich dann bekanntlich auch von verschiedenen Seiten Warnungen erhoben, diesem Verhältnis zwischen zwei Dimensionen des Schädelgewölbes einen allzu grossen rassendiagnostischen Wert beizumessen. Besonders schlimm wird aber offenbar die Sache, wenn wir diesen Index einer Erblichkeitsuntersuchung zu Grunde legen. Zwar will ich damit nicht gesagt haben, dass aus einem solchen Verfahren nicht in geeigneten Fällen wertvolle Schlüsse sich ergeben könnten, glaube im Gegenteil, dass dies in derartigen Fällen geschehen kann, wo wir mit einer Mischung nur zweier Rassen zu tun haben, bei denen, ähnlich wie bei den früher erwähnten Hunderassen, die Mittelwerte der Kephalex weit von einander liegen. Zu einer tieferen Erkenntnis dessen was hinter dem Kephalex steckt, würde man wohl aber auch dann nicht gelangen können. Wenn wir mit den stark gemischten Populationen, die sich in den meisten Gegenden Europas jetzt finden, arbeiten, scheint mir aber eine Untersuchung der Erblichkeit des Kephalex eher geeignet, die wahren Verhältnisse zu verschleiern als sie klar hervortreten zu lassen.

Man braucht weder Anthropologe noch Erblichkeitsforscher zu sein, um an den vielen Köpfen, die man während seines Lebens zu Gesicht bekommt, eine Reihe verschiedener Merkmale gewahr zu werden, die sich in bestimmten Familien oft auffällig treu vererben. Am klarsten treten solche Familienzüge natürlich in der Stirnbildung an den Tag. Um nur einige der gröberen zu nennen, kann die Stirn z. B. einmal zwischen den beiden Frontoparietalia eine fast geradlinige Projektion zeigen, ein anderes Mal stark nach vorne gebogen sein, die Gegend der Glabella kann in einigen Fällen deutlich vorgewölbt sein, in anderen zwischen starken Supraorbitalwülsten etwas zurücktreten, alles Merkmale, die den Kephalex beeinflussen müssen. Untersucht man dann aber bei zwei nahe Verwandten, sagen wir zwei Brüdern, die sich in Bezug auf mehrere solche augenfälligen Merkmale so ähnlich sehen, dass man von wahren Familienköpfen reden möchte, den Kephalex, so wird man zum grossen Verdruss nicht gar selten genötigt, die

schönen Familienköpfe zu verschiedenen Kategorien zu rechnen. Braucht es doch recht geringfügige Unterschiede der absoluten Längen- und Breitenmasse um Kephalingindices auszubilden, die um mehrere Einheiten aus einander liegen.

Und anderseits können ja, wie jederman, der sich mit dieser Frage ein wenig beschäftigt hat, weiss, die verschiedensten Köpfe die nämliche Länge oder Breite oder denselben Kephalingindex besitzen. Wird doch, um zunächst die Länge zu nehmen, dieselbe vom Baue sowohl des Stirnbeins, der Scheitelbeine wie des Hinterhauptbeins bestimmt. Noch mannigfaltiger in ihrer Herkunft ist wohl die grösste Breite des Kopfes, was ja auch daraus erhellt, dass sie in den verschiedenen Fällen an recht weit aus einander gelegenen Stellen des Schädelgewölbes gefunden werden kann. Was endlich den Kephalingindex betrifft, haben wir schon oben über die Verschiedenheit der Kopfformen und Kopfgrössen, die durch ihn unter dieselben Hüte gebracht werden, so viel gesprochen, dass wir auf diesen Punkt nicht zurückzukommen brauchen.

So hat man dann mittels dieses, fast zu leicht zu ermittelnden Index, für die Klassifikation der Köpfe ein verführerisch übersichtliches, zahlenmässig überaus einfaches und klares, dabei aber ungemein künstliches System geschaffen, das natürlich in vielen Hinsichten nützlich sein kann, aber die grosse Gefahr in sich trägt, dass man allzu leicht vergisst, wie künstlich es eigentlich ist. Die Aufgabe, die der Erblichkeitsforschung in der breiten anthropologischen Wissenschaft obliegt, lässt sich aber mit ähnlichen, im voraus stipulierten Klassifizierungen nur schlecht vertragen, sollte wohl vielmehr eben die sein, die verschiedenen Kopfformen ohne jede Voreingenommenheit soweit wie möglich zu analysieren, um ihren verschiedenen ursächlichen Beziehungen immer näher zu treten. Und das kann wohl nur dadurch geschehen, dass man, ohne sich zunächst an zahlenmässigen Abstraktionen zu binden, die einzelnen wirklich natürlichen morphologischen Merkmale so genau wie möglich präzisiert und denselben an möglichst Generationen- und Individuenreichen Familien nachgeht. Dass dabei auch immer die grösste Länge und Breite (und Höhe ?) der Köpfe zu messen und die Kephalingindices zu berechnen wären, dürfte selbstverständlich sein, wie auch, dass man auf allerlei Momente, die die Entwicklung und das Wachstum der Köpfe haben beeinflussen können, Acht gebe.

Wer den Versuch macht, die ganze „Ätiologie“ der in einer Familie vorkommenden Köpfe zu begreifen, wird immer wieder auf die Frage

stossen, ob denn bei den Köpfen, die völlig normal erscheinen, die einzelnen Merkmale durch ererbte Faktoren unabänderlich gegeben werden, oder ob diesen Faktoren vielleicht immer während der Entwicklung ein gewisser Spielraum zukomme, so dass sie in ihrer Entfaltung vor und nach der Geburt von verschiedenen Verhältnissen in der Aussenwelt, sowie auch im Organismus selbst (so z. B. im endocrinen System?) in geringerem oder höherem Grade beeinflusst werden können. Nachdem früher von vielen Forschern die Verschiedenheiten der Menschenköpfe im allgemeinen, zum grössten Teil auf Verschiedenheiten in der Lebensweise und den Lebensverhältnissen zurückgeführt worden sind, scheinen jetzt die meisten Anthropologen geneigt, derartige Einflüsse für die grosse Mehrheit der Fälle, die als normal aufgefasst werden, in Abrede zu stellen und den diesbezüglichen Erbfaktoren eine sehr grosse Resistenz beizumessen. Wenn diese Haltung auch als einen gesunden Rückschlag gegen frühere grobe Übertreibungen geschätzt werden muss, lässt sich anderseits wohl kaum leugnen, dass sie weit über das Ziel schiesst. Jedenfalls steht sie, sowohl zur allgemeinen Auffassung von der Art und Bedeutung der Erbfaktoren, wie zur überaus grossen Variabilität in der Bildung und Verknöcherung der Schädelnähte, in auffälligem Widerspruche.

Fassen wir doch überhaupt die Erbfaktoren nicht gar als absolute „Eigenschaften“, sondern vielmehr als Entwicklungstendenzen auf, die in allen Fällen von den Entwicklungsbedingungen innerhalb und ausserhalb des Organismus mehr oder weniger abhängig sind und deshalb in verschiedenen Richtungen gelenkt, bisweilen auch in ihrer Wirkung unterdrückt werden können. Nach dieser Auffassung wären keine der fertig entfalteten Merkmale eines Individuums schlechterdings auf erbliche Anlagen zurückzuführen, obwohl den einzelnen Anlagen eine sehr verschiedene Resistenz unzweifelhaft zukommt. Wenn eine Eigenschaft deutlich anders ausfällt, als nach dem Verhalten der Ascendenz zu erwarten wäre, sagen wir, dass sie modifiziert geworden ist, indem wir von einer gewissen Norm, die dem gewöhnlichen Verhalten entspricht, ausgehen. Doch kann man nicht so ganz einfach die Eigenschaften in modifizierte und nicht modifizierte einteilen, und wenn man die Sache genau durchdenkt, wird die Unterscheidung oft recht künstlich. Wenn z. B. ein Kind sich auf einem Bauernhof unzweifelhaft in vielen Hinsichten anders als in einer Grossstadt, an beiden Stellen aber zu einem geistig und körperlich völlig gesunden und



leistungsfähigen Menschen entwickeln würde, welcher von diesen beiden Entwicklungsgängen wäre dann als den richtigen, natürlichen, dem ererbten entsprechenden, und welcher als den modifizierten zu betrachten? Das kommt ja eben darauf an, von welchem Gesichtspunkt aus man im gegebenen Falle die Sache betrachtet. Vielleicht hätte sich in den erwähnten Fällen auch recht verschiedene Kephhalindices ergeben, von denen wohl der eine so richtig wie der andere sein könnte.

Müssen wir es nach unseren Befunden als recht wahrscheinlich ansehen, dass der menschliche Gehirnschädel in seiner erblichen Grundlage fast ebenso mannigfaltig und zusammengesetzt ist, wie gar die menschliche Seele, deren Organ er häust, so dürfen wir wohl auch annehmen, dass er in Bezug auf seine Entwicklung, wenn auch von äusseren Bedingungen weniger abhängig als die Seele, so doch bei weitem nicht unabhängig ist. Muss er doch eben von der Entwicklung dieser selben Seele abhängig sein. Und die verläuft doch nicht immer so ganz schulgerecht! So scheint es ja z. B. keine Seltenheit zu sein, dass alte Menschen in ihren Hemisphären noch eine gewisse Menge markloser Nervenfasern herumtragen, die wohl hätten markhaltig werden können, aber es kaum mehr werden können, nachdem alle Schädelnähte verknöchert worden sind. Hätten diese Fasern schon in der Jugend derartige Impulse getroffen, die sie aktiviert und dadurch die Bildung der Markscheiden veranlasst hätten, so würde wohl auch das Wachstum der Deckknochen sich etwas anders gestaltet und die Form des Kopfes eine etwas andere geworden sein. Denn für das Wachstum des Schädelgewölbes bedeutet doch die Bildung der Markscheiden im Gehirn sehr viel. Auch scheint der Gedanke nahe zu liegen, dass die verschiedenen allelomorphen Erbeinheiten, die zur Entwicklung des Schädelgewölbes in Beziehung stehen, sich bezüglich Dominanz nicht immer zu einander ähnlich verhalten, sondern dass die sonstige Entwicklung, vor allem die des Gehirns, die Manifestierung bald der einen, bald der anderen mehr oder weniger fördere.

Ich möchte in dieser Verbindung einige Zeilen anführen, die der un-  
gemein erfahrene und scharfsinnige Anthropologe BROCA schon im Jahre 1872 schrieb, nach alledem, was später über die Frage geschrieben worden ist, mir aber immer noch lesenswert erscheinen:

„Comme toutes les pièces du squelette, les os du crâne sont soumis  
„aux causes qui produisent les variations individuelles; mais à ces cau-  
„ses, qu'on pourrait appeler ostéogéniques, vient s'en joindre une autre

„beaucoup plus efficace: car le développement de la boîte crânienne „est subordonné au développement de l'encéphale, de sorte que les variations individuelles de cet organe, qui se développe si rapidement „dans les premières années de la vie, lorsque les os du crâne sont encore minces, souples et faiblement unis, font subir des modifications très „étendus aux parois osseuses qui l'enveloppent. A cet âge, l'éducation „n'exerce pas encore une influence bien notable sur le volume relatif „ou absolu des diverses régions de l'encéphale; mais plus tard la nature et le degré d'activité du travail de l'esprit favorisent plus ou „moins le développement des hémisphères, et, dans ces hémisphères, „le développement de tel ou tel groupe de circonvolutions: différences „attestées par l'ordre variable suivant lequel se soudent les sutures, „et par l'âge plus variable encore où cette soudure commence à s'effectuer. Nombreuses, par conséquent, sont les causes physiologiques qui „pouvent amener des changements dans la forme et le volume du crâne. . . . Il résulte de ces remarques que le crâne est plus variable que „le pluspart des autres parties du squelette.”

Ferner macht BROCA darauf aufmerksam, dass eine Hydrokephalie „suivant ses degrés et suivant diverses conditions particulières” den Schädel bald breiter, bald länger machen kann, dass aber das erstere am häufigsten eintreten wird, und dass ein frühes Grosswerden des Gehirns ähnliche Modifikationen am wachsenden Schädel hervorrufen wird: „homme l'hydrocephalie et l'hypertrophie pathologique du cerveau, le grand volume de cet organe, ou plutôt sa tendance à devenir „très grand, se manifeste souvent de très bonne heure, avant que les „fontanelles soient fermées. Il y a donc une raison très forte pour admettre qu'un certain nombre de crânes brachycéphales seraient restés dolichocéphales, s'ils n'avaient pas été élargis outre mesure par „un très grand cerveau”. In ähnlicher Weise wird nach BROCA ein verspätetes Wachstum des Gehirns in den meisten Fällen mehr zu einem Zurückbleiben des Breiten- als wie des Längenwachstums des Schädels führen.

Ich habe mich davon nicht überzeugen können, dass die Auffassung BROCAS vom recht verschiedenen Verlauf der Entwicklung des Gehirns und dem Einfluss dieser Unterschiede auf die endgültige Kopfform, von späteren Befunden in jeglicher Weise widersprochen worden wird. Nur bin ich geneigt anzunehmen, dass das Wachstum des Gehirns schon in den ersten Lebensjahren durch die Erziehung, dieser Begriff

natürlich im weitesten Sinne gefasst, beeinflusst werden kann, meine aber anderseits, dass auch den individuellen Variationen, die auf „causes ostéogéniques“ beruhen, zum grössten Teil erbliche Anlagen zu Grunde liegen.

Eine wirkliche Analyse der genotypischen Grundlage der verschiedenen Schädelformen mag wohl kaum durchgeführt werden können, ehe die Forschung im verwickelten Problem der Entwicklung und des späteren Wachstums des Schädels in Beziehung zur Veranlagung und Entwicklung des Gehirns, sowie zu anderen Ursachen, die sonst im Organismus selbst oder in der Aussenwelt liegen, viel weiter vorgeschritten sei, als zur Zeit der Fall ist. Was bis jetzt in dieser Hinsicht ermittelt worden ist, scheint recht oberflächlich und ungenügend zu sein. Weitere Aufschlüsse zu gewinnen, wäre nicht zunächst Aufgabe der Erblichkeitsforschung. Aber auch die Erblichkeitsforscher könnten zur Lösung der Frage unzweifelhaft viel wertvolles beitragen, wenn sie bei Betrachtung der einzelnen morphologischen Merkmale der Schädel, diese Merkmale nicht als etwas fertig gegebenes hinnähmen, sondern für alle Fälle auf solche Momente Acht gäben, die die frühe Entwicklung des Kopfes beeinflussen können.

Nur beiläufig möchte ich die Frage andeuten, ob der zunehmende Brachykephalismus, der während der historischen Zeit in den meisten Ländern Europas stattgefunden zu haben scheint, vielleicht zum Teil als ein Ergebnis der allgemeinen Kulturentwicklung aufzufassen wäre, indem durch dieselbe ein früheres Grosswerden und eine immer vollständigere Aktivierung der Gehirnhemisphären veranlasst worden wäre. Als ein Zeichen der Entartung wäre ein solcher Vorgang jedenfalls nicht aufzufassen.

Zum Schluss möchte ich auf das wertvolle Untersuchungsobjekt aufmerksam machen, das uns die Natur in den sogenannten identischen (homologen) Zwillingen liefert. Von solchen Zwillingspaaren, die wohl von keinem Beobachter verkannt werden können, muss ja mit grösster Wahrscheinlichkeit — um nicht zu viel zu sagen — angenommen werden, dass die beiden Individuen aus einer und derselben befruchteten Eizelle sich entwickelt haben und somit in Bezug auf ihren genotypischen Grundlage tatsächlich identisch sind. Wenn hier durch anthropologische Untersuchung deutliche Unterschiede festgestellt werden könnten, dürfte man doch endlich einmal so ziemlich sicher sein können, unzweifelhafte „Modifikationen“ vor sich zu haben, deren Ursachen



bei sorgfältiger Erwägung aller einschlägigen Momente wohl zu ermitteln sein würden. Zwar haben sich natürlich für Zwillinge in den meisten Fällen die äusseren Lebensbedingungen nach der Geburt recht ähnlich gestellt, doch braucht dies nicht immer der Fall zu sein, und vor der Geburt, während des intrauterinen Lebens, hat der eine Zwilling bekanntlich nicht selten entschieden bessere Entwicklungsbedingungen als der andere gefunden, was für die weitere Entwicklung sicherlich sehr wichtig ist.

Selbst haben wir bei unseren Untersuchungen zweimal Zwillinge getroffen, die sich „wie zwei Tropfen Wasser“ ähnlich sahen. Von zwei solchen Brüdern aus Haalandsdal (Fam. 16), die 25 Jahre alt waren und zusammen als Unteroffiziere dienten, wurde beim einen sowohl die Kopflänge wie die Kopfbreite um zwei Millimeter grösser als beim anderen gefunden, dabei war der erstere um zwei Centimeter höher als der letztere, was ja sehr gut dazu passt. Ähnlich verhielten sich zwei sechsjährige Zwillingbrüder aus Luster (Fam. 27), die von den Eltern kaum aus einander gehalten werden konnten und sich ganz gleichmässig entwickelt hatten. Bei ihnen wurde in beiden Kopfdimensionen ein Unterschied von nur einem Millimeter gefunden.

Ein überaus grosses Interesse kommt dem Berichte SULLIVANS von seiner Untersuchung der an den Steissen zusammenhängenden „Samar“-Zwillingbrüder zu. Die Zwillinge waren bei der Messung zehn Jahre alt. Sie waren nach dem Verfasser in geistiger Hinsicht völlig normal, sogar sehr intelligent und lebendig und dazu wohl erzogen. Der eine war rechtshändig, der andere linkshändig. Der rechtshändige Zwilling war 121 cm. gross und hatte eine Kopflänge von 177 mm., eine Kopfbreite von 143 mm. und einen Kephalindex von 80.8. Der linkshändige, der ein bisschen intelligenter zu sein schien, hatte eine Körpergrösse von 120 cm., eine Kopflänge von 179 mm., eine Kopfbreite von 153 mm. und einen Kephalindex von 85.5. Dabei hatte er ein viel kürzeres und breiteres Gesicht als der rechtshändige Bruder. Auch ihre Ohren waren etwas verschieden gestaltet. Trotz alledem sehen sich die Brüder an der Photographie ausserordentlich ähnlich.

Diese zusammenhängende, sonst aber wohl entwickelte Zwillinge unterscheiden sich somit bezüglich der Kopfdimensionen und der Kopfform recht erheblich von einander, obgleich für sie beide die äusseren Lebensverhältnisse wohl völlig dieselben gewesen sind. Sie dürften wohl als einen Beweis gelten können, dass auf einer gegebenen Erb-

grundlage eine normale Entwicklung von Gehirn und Seele innerhalb eines Spielraums des Kephalindex von jedenfalls etwa fünf Einheiten verlaufen kann. Leider ist über die frühere Entwicklung dieser Zwillingbrüder nichts mitgeteilt worden. Der Verfasser erzählt, dass bei beiden Brüdern die Gesichter und Köpfe etwas unsymmetrisch gebaut sind, und findet in diesem Verhalten eine starke Stütze für die Annahme, dass die erwähnten Unterschiede auf äussere Einflüsse und Entwicklungsstörungen zurückzuführen seien. Man kann für diesen Fall kaum umhin, an eine verschiedene Lage der beiden Köpfe im Uterus sowie an Geburtsschwierigkeiten zu denken. Merkwürdig ist aber, dass beim linkshändigen Zwilling der Kopf nicht nur anders gestaltet, sondern, wie es scheint, zugleich erheblich grösser als beim rechtshändigen ist.

Es scheint mir dieser Fall dringend dazu aufzufordern, bei der Beurteilung der Kopfformen auch auf die sehr häufig zu beobachtenden Asymmetrien des Schädelgewölbes Acht zu geben. Mir scheinen solche Assymmetrien bei jungen Kindern besonders häufig und deutlich hervortretend zu sein und sich während der späteren Entwicklung meistens teilweise wieder auszugleichen. Doch habe ich dies Verhalten, das für den Wert des Kephalindex unzweifelhaft von Belang ist, nicht näher studiert <sup>1)</sup>.

In seiner Arbeit „Untersuchungen über die Brachykephalie der alpenländischen Bevölkerung“ (1910, S. 60 flg.) äussert sich TOLDT bezüglich der Abhängigkeit der Kopfform von verschiedenen Einflüssen ziemlich ähnlich wie BROCA, fügt aber über die erbliche

---

<sup>1)</sup> Da es vielleicht von Interesse sein könnte, werde ich noch mitteilen, dass ich in FRETs's Familientabellen die Zwillingspaare hervorgesucht habe. Dabei bin ich davon ausgegangen, dass Geschwister, für die das gleiche Alter angeführt ist, Zwillinge darstellen, was vielleicht nicht für alle Fälle zutreffen dürfte. Durch dies Verfahren habe ich 47 Zwillingspaare gefunden, ausserdem einmal Drillinge, und zwar zwei Buben und ein Mädchen. Wenn diese Buben mitgerechnet werden, sind 24 der Paare gleichen und 24 verschiedenen Geschlechts. Von den ersteren, die uns hier allein interessieren, zeigen nur 4 Paare auffällige Übereinstimmungen in den Kopfdimensionen. Von diesen Paaren stellt das eine offenbar die Oheime eines anderen dar, während unter den Geschwistern eines dritten sich noch ein Zwillingspaar gleichen Geschlechts, aber mit mehr unähnlichen Kopfdimensionen befindet. Auch in einer Reihe anderer Fälle sind die Zwillingspaare deutlich unter sich verwandt. In einer Familie kommen unter zehn Geschwistern drei Zwillingspaare vor. Es wäre von grossem Interesse gewesen, wenn FRETs für die Zwillinge gleichen Geschlechts wenigstens mitgeteilt hätte, ob sie einander auffallend ähnlich sahen oder nicht.

Grundlage der Kopfform einige mehr positive Bemerkungen hinzu:

„Gemäss der verhältnismässigen Festigkeit seiner Substanz kommt dem *Chondrokranium* offenbar eine gewisse Eigenform zu, welche es gegenüber verschiedenen Wachstumseinflüssen besser festzuhalten vermag als wie die umgebenden Teile, insbesondere gewiss besser und nachhaltiger als der weiche, häutig angelegte Schädelabschnitt. Das Gehirn liegt dem Chondrokranium unmittelbar auf und muss diesem seine mit charakteristischen, wenig variablen Gestaltungen versehene Basis anpassen. Ist so die Gehirnbasis von der Gestalt und den Proportionen des Chondrokraniums abhängig, so dürfte sie ihrerseits bis zu einem gewissen Grade formbestimmend für den Hirnmantel sein. Man darf sich also vorstellen, dass in den besonderen Formverhältnissen des Chondrokraniums, wenn auch vielleicht nicht das einzige, so doch ein sehr wesentliches vererbbares Moment für die Ausbildung der Schädelform zu suchen sei.“

Nach TOLDT kann seine Annahme, dass „das Chondrokranium das zunächst ererbte wäre“, nur den Wert einer Hypothese beanspruchen, die aber, wie er meint, darin eine starke Stütze hat, dass die Rassencharaktere der Schädel oft schon zur Geburt (ZUCKERKANDL) oder in den ersten Lebensjahren deutlich an den Tag treten. Bekanntlich ist dies Verhalten auch von mehreren anderen Forschern nachgewiesen worden.

Wenn TOLDT vielleicht auch die Erbllichkeit der Form, oder vielmehr der Entwicklungstendenzen, der Deckknochen ein wenig unterschätzt, scheint er andererseits durch seine klare Präzisierung der Bedeutung der Form und Grösse des Chondrokraniums für die spätere Kopfentwicklung die ganze Frage in ihrer Mitte gegriffen zu haben. Wenn wir den Werdegang des Kraniums verfolgen, stellt sich der Gedanke unausweichbar ein, dass derselbe vor allem von zwei Kategorien von Erbfaktoren geleitet werden muss, und zwar von einer, die die ursprüngliche Form des Chondrokraniums, und von einer, die die Bildung und das spätere Wachstum des Schädelgewölbes bestimmt. Ich möchte die der ersteren die *primären*, die der letzteren die *sekundären* Erbfaktoren des Gehirnschädels nennen und habe diese Bezeichnungen schon oben gelegentlich in diesem Sinne benutzt. Zu den erwähnten Kategorien kommt dann wohl auch eine dritte, die zu den geistigen Anlagen in Beziehung steht und die frühe Entwicklung der Gehirnhemisphären leitet.

Wenn den Kopfformen der verschiedenen ursprünglichen Menschenrassen in der Tat je ganz bestimmte Komplexe von Erbfaktoren zu



Grunde liegen, muss die Annahme jedenfalls sehr nahe liegen, dass die Faktoren, die die Form und Grösse des Chondrokraniums und somit auch der knöchernen Schädelbasis bestimmen, die konstantesten und für die einzelnen Rassen am meisten charakteristischen darstellen, während die bei allen Rassen vorhandenen individuellen Variationen mehr durch Verschiedenheiten in den sekundären Erbfaktoren und in den Entwicklungstendenzen sowie den Entwicklungsbedingungen des Gehirns hervorgerufen werden. Wenn dem so ist, wäre eine Rasse, für die die Bildung eines stark in die Länge gezogenen Chondrokraniums charakteristisch ist, als eine primär (genuin) dolicho- bzw. hyperdolichocephale Rasse, eine andere, die sich durch ein mehr quadratisches Chondrokranium auszeichnet, als eine primär brachycephale, bzw. hyperbrachycephale Rasse zu bezeichnen, und wie sich auch in den einzelnen Fällen die Kephalindices verhielten. Wahrscheinlich würde man auf ähnliche Weise auch primär mesocephale Rassen, vielleicht zugleich klein- und grossköpfige Rassen unterscheiden können.

Nun können wir ja leider an Lebenden von der Form der Schädelbasis uns zwar eine gewisse Vorstellung bilden, nicht aber exakte Masse gewinnen. Durch das allgemein übliche Verfahren wird hier nur das Schädelgewölbe gemessen, dessen Form und Grösse sehr mannigfaltig bestimmt werden. Was die Länge der Schädelbasis betrifft, ist es wohl tatsächlich unmöglich, dieselbe an lebenden Menschen auch nur annähernd zu messen, für die Breite derselben würde aber vielleicht die Bimastoidalbreite einigermaßen brauchbar sein, und aus dieser Masse, mit der Form und den Dimensionen des Schädelgewölbes zusammengehalten, würden sich vielleicht bezüglich der Form und Grösse der Basis ziemlich zutreffende Schlüsse ziehen können. Eine wissenschaftlich zuverlässige Kenntnis der Formverhältnisse des Chondrokraniums sowie der knöchernen Schädelbasis bei verschiedenen Rassen und „Typen“ lässt sich aber selbstverständlich nur durch Untersuchungen an Skelettmaterial, bzw. Fötenmaterial gewinnen.

Zum Schluss sehe ich mich denn genötigt, meine Auffassung vom jetzigen Stande unseres Wissens über die ursächlichen Beziehungen der verschiedenen Kopfformen durch folgenden Satz auszudrücken:

Die Kopfform kommt durch ein Zusammenwirken mehrerer Erbfaktoren und auch anderer Momente zu Stande, über deren Natur und Bedeutung noch alles näheres zu ermitteln ist.

---

## LITERATURVERZEICHNIS

- BROCA, PAUL, 1872. Subdivisions des groupes basés sur l'index céphalique. *Revue d'Anthropologie*, IV, 1881.
- BRYN, HALFDAN, 1920. Trøndelagens Antropologi. Det kgl. Videnskabers selskabs skrifter 1917, no. 2, Trondhjem.
- BRYN, HALFDAN, 1920. Researches into anthropological heredity, *Hereditas* I.
- BRYN, HALFDAN, 1921. Selbu og Tydalen. Videnskapsselskapets skrifter, Kristiania.
- FINKBEINER, ERNST, 1923. Die kretinische Entartung. Berlin.
- FISCHER, EUGEN, 1913. Die Rehobother Bastards. Jena.
- FREDERIC, J., 1906—9. Untersuchungen über die normale Obliteration der Schädelnähte, *Zschr. Morph. Anthrop.* Bd. 9 und 12.
- FRETS, G. P., 1917. On mendelian segregation with the heredity of headform in man. *K. Akad. v. Wetenschappen*, Vol. XX. Amsterdam.
- FRETS, G. P., 1917. Complicated mendelian segregation in the heredity of headform in man, *K. Akad. v. Wetenschappen*, Vol. XX. Amsterdam.
- FRETS, G. P., 1920. Erfelijkheid, correlatie en regressie. *Genetica* III.
- FRETS, G. P., 1920. De polymerietheorie getoetst aan de erfelijkheid van den hoofdform. *Genetica* II.
- FRETS, G. P., 1921. Heredity of headform in man. *Genetica* III.
- FRETS, G. P., 1922. The index cephalicus. *Genetica* IV.
- JOHANNSEN, W., 1913. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Kopenhagen.
- JÖRGENSEN, F., 1902. Anthropologiske undersøgelser paa Færøerne. København.
- MARTIN, RUDOLF, 1914. Lehrbuch der Anthropologie. Jena.
- NYSTRÖM, A., 1901. Über die Formveränderungen des menschlichen Schädels und deren Ursachen. *Arch. Anthrop.* Bd. 27.
- PEARSON, K., NETTLESHIP, E. and USHER, C. H., 1913. A Monograph on Albinism in man, Part. 2.
- RETZIUS, A., 1843. Om formen af nordboernes cranier. Stockholm.
- SULLIVAN, L. R., 1919. The „Samar” united twins. *Amer. Journ. Phys. Anthrop.* Vol. II.
- TOLDT, C., 1910. Untersuchungen über die Brachycephalie der alpenländischen Bevölkerung. *Mitt. Anthrop. Ges. Wien*, Bd. 40.
- v. TÖRÖK, AUREL, 1905. Neue Untersuchungen über die Dolichocephalie. *Zschr. Morph. Anthrop.* Bd. 8.
-

# NICOTIANA DEFORMIS N. SP. UND DIE ENZYMTHEORIE DER ERBLICHKEIT

von J. A. HONING

Fast alljährlich werden in den Tabakfeldern Sumatra's einige stark abweichende Tabakpflanzen gefunden, welche man als Mutationen zu betrachten hat weil keine Modifikationen vorliegen und Kreuzungen mit anderen Typen als *Deli* ausgeschlossen sind. Sie sind jedoch selten, so etwa eins auf ein oder zwei hundert Millionen Exemplare mindestens, vielleicht noch viel seltener (man pflanzt jetzt jährlich etwa eine halbe Milliarde „Bäume“, aber vor dem Aufschwung der Hevea-Kultur waren es beinahe doppelt so viel).

Ein solches Exemplar wurde im Jahr 1914 auf der Unternehmung Toentoengan gefunden. Es hatte statt der gewöhnlichen herablaufend-sitzenden ovalen Blätter langgestielte mit fast rautenförmiger Spreite. Nach Selbstung spalteten die 2896 Nachkommen auf, 746 Exemplare waren ganz wie normaler *Deli*-Tabak, 1446 sahen wie die Mutterpflanze aus und 704 waren sterile Zwerge, also das Verhältnis 1 : 2 : 1 (Tabelle I) <sup>1)</sup>.

Die normale Form zeigte sich nach Selbstung konstant in 855 Kindern von 5 Mutterpflanzen (Tabelle III). Ausserdem gab es noch 2 Bastarde und 3 Zwerge ; diese müssen jedoch aus Samen hervorgegangen sein, die von den Tabakameisen <sup>2)</sup> aus anderen Keimschüsseln fortgeschleppt waren. In späteren Saaten hat nach Bespritzen der Keimschüsseln mit Petroleum-Seifen-Emulsion das „Mutieren“ absolut aufgehört.

Neun Bastarde wurden geselbstet und produzierten 4655 Kinder,

---

<sup>1)</sup> HONING, J. A. Een steriele dwergvorm van Deli-tabak ontstaan als bastaard (A sterile dwarf form of Deli-tobacco originated as a hybrid). Bull. v. h. Deli Proefstation, Medan. No. 10, 1917.

<sup>2)</sup> ROEPKE, W. De tabaksmier (*Solenopsis geminata* F.) *Teysmannia* 1918, p. 192.



Tabelle I. Spaltung der N. deformis-Bastarde nach Selbstung.

Ort, Jahr, Alter der Samen	Anzahl Pflanzen				Verhältniszahlen			Anzahl Mutterpflanzen
	deformis	Bastarde	normal	Total	deformis	Bastarde	normal	
Medan, 1916, 2 Jahre alt	527	958	452	1937				1
„ 1917, 3, „ „	219	488	252	959				1
	746	1446	704	2896	1,0304	1,9972	0,9724	
„ 1917, 1 „ „	1108	2392	1155	4655	0,9521	2,0554	0,9925	9
Medan, im ganzen	1854	3838	1859	7551	0,9821	2,0331	0,9848	
Wageningen, 1922, 6 Jahre alt	33	102	35	170	0,78	2,40	0,82	1
„ 1923, 7 „ „	169	270	137	576				1
	202	372	172	746				
„ 1923, 1 „ „	112	279	137	528				1
Wageningen, total	314	651	309	1274	0,9859	2,0440	0,9702	

und zwar 1108 normale *Deli*-Pflanzen, 2392 gestieltblättrige und 1155 anormale Zwerge, also wieder das Verhältnis 1 : 2 : 1 (Tabelle I.)

Die reziproken Kreuzungen des Bastards mit normalen Pflanzen (Schwesterpflanzen oder von anderer Rasse) brachten 1090 Sämlinge hervor, wovon 549 normale und 541 gestieltblättrige, d. h. das Verhältnis 1 : 1 (Tabelle IV).

Von den Zwergen wurden etwa 300 Stück ausgepflanzt. Kein einziges hat geblüht, auch nicht die Exemplare, welche in grosse Töpfe übergepflanzt wurden und noch einige Monate lebendig blieben, wenn die normalen und Bastard-Geschwister schon längst ausgeblüht hatten und abgestorben waren. So war wenigstens ihr Verhalten auf Sumatra, in Holland aber war es ganz anders.

Im Jahr 1922 säte ich in Wageningen einen Teil eines Samenmusters einer Bastardpflanze von 1916 aus. Die Keimung war noch recht reich. Ausgepflanzt in ein Gewächshaus wurden 24 normale Exemplare, 50 Bastarde und 31 Zwerge.

Der normale Typus entwickelte sich gut, wurde ebenso hoch wie *Deli*-Tabak in den Tropen, oft 2,5 M. oder mehr. Die Blätter aber waren weniger an Zahl, etwas kürzer und beträchtlich schmaler, besonders an der Basis.

Die Bastarde erreichten fast dieselbe Höhe, der Blattstiel war weniger lang und die Spreite weniger rautenförmig, sich etwas mehr der normalen oval-spitzen Form näherend.

Von den Zwergen wurden einige, statt 40 cM. wie auf Sumatra, über 140 cM. hoch, die kleinsten wohl mindestens 80 cM. Die Blätter blieben freilich in der Entwicklung hinter denen der Bastarde weit zurück, bildeten jedoch Spreiten von viel grösserer Oberfläche als die ganz oder fast nackten Mittelrippen in den Tropen. Und schliesslich, die Zwerge haben alle 31 Blüten gebildet, wenn auch etwas später als die Bastarde und Normalen, und haben bei freier Bestäubung oder auch nach Isolierung und Selbstbefruchtung keimfähige Samen produziert, allerdings weniger als die Normalen und Bastarde.

Das erinnert an JONES' <sup>1)</sup> „indeterminate-growth type“ des Tabaks, welcher auf den Feldern niemals blüht, aber, im Herbst in ein Gewächshaus verpflanzt, während der Wintermonate Blüten und Samen bildet, oder dasselbe im Sommer schon tun kann, wenn nur die Tage künstlich verkürzt werden.

Die Blüten sind unregelmässig tief eingeschlitzt und zeigen die eigentümlichen Anhänge der Corolla stärker ausgeprägt als jene der Bastarde, nicht nur stärker als diese sie in Holland bildeten, sondern auch zahlreicher und grösser als auf Sumatra. Es sind angewachsene farblose Röhrchen, am freien Ende rosarot und flach wie die Krone selbst. Bisweilen stehen sie scheinbar an der Innenseite als kleine Nebenkronchen, tatsächlich aber sind sie doch an der Aussenseite entstanden aber in der Nähe eines Schlitzes, wo der freie Rand nach innen aufgerollt ist. Meistens ist eine fast normale, allerdings eingeschlitzte Krone mit einigen solcher Röhrchen versehen. Auch fünf Teilcorollen als geschlossene Röhren ohne Anhänge kommt vor, aber nicht wie PENZIG <sup>2)</sup> berichtet mit je einem inserierten Staubblatte, sondern mit freien und mit den Kronröhren alternierenden Stamina. Selten ist die

---

<sup>1)</sup> JONES, D. F. The indeterminate growth factor in tobacco and its effect upon development. Genetics Vol. 6, p. 433—444, 1921.

<sup>2)</sup> PENZIG, O. Pflanzen-Teratologie II, S. 179, 1894.

Tabelle II. Vergleichung der drei verschiedenen Typen der Nachkommenschaft auf Sumatra und in Holland.

Organ	Normaler Deli-Tabak	Bastard		N. deformis	
		auf Sumatra	in Holland	auf Sumatra	in Holland
Stengel	hoch, 2 M. oder höher	hoch 2 M. oder höher	idem	niedrig, 30—40 c.M.	mittelhoch, 80—140 c.M.
	gerade keine Wachstumsstreifen *)	schwach zickzack Wachstumsstreifen	idem	?	schwach zickzack idem
Untere Blätter		Internodien mehr, etwas kürzer	Internodien weniger, etwas länger	Internodien sehr kurz	Internodien ziemlich lang
	sitzend, herablaufend etwas spitz-elliptisch	geringe Entwicklung der accessorischen Knospen	idem	starkes Auslaufen der accessorischen Knospen	weniger starkes Aus- laufen der accesso- rischen Knospen
Spätere Blätter	kein kroepoek **)	kurzgestielt	idem	langgestielt	idem
	wenig oder nicht zu- gespitzt	etwas spitz-elliptisch	idem	unregelmässig nie- renförmig	idem
	Spreite groß	kein kroepoek	idem	kroepoek	idem
		deutlich zugespitzt	idem	Träufelspitze	idem
		Spreite bedeutend kleiner	idem	Spreite ganz schmal oder fehlend	Spreite nur bei den höchsten Blättern und Brakteen feh- lend
	sitzend, herablaufend spitz-eiförmig	Stiel bis 20 c.M. rautenförmig	Stiel etwa 10 c.M. mehr spitz-eiförmig	Stiel lang (unregelmässige Strei- fen), öfters tordiert	Stiel lang, variabel unregelmässig raute- n- oder nierenförmig bis Streifen, öfters tordiert
Blüten	flach	klaunenartig gebogen	fast flach	(aufwärts gebogen)	(idem)
	kein kroepoek	kroepoek	weniger kroepoek	(kroepoek)	(kroepoek)
	keine Träufelspitze	Träufelspitze	Träufelspitze weni- ger entwickelt	(Träufelspitze)	(idem)
	Krone trichterförmig	Krone trichterförmig	idem	keine	Kronetrichterförmig, adesmisch und mit grösseren Kataco- rollarröhren
		oft mit faden- oder röhrenförmigen An- hängeln			

\*) Wachstumsstreifen sind die Stellen, wo sonst die Spreiten der normalen sitzenden Blätter am Stengel als Flügel hinablaufen.  
 \*\*) ausgesprochen: Krupuk.



Krone in lauter Röhrchen gespalten wie in Tafel II Fig. 3 und 4, worin 9 Teilcorollen vorhanden sind.

Der Pollen der Zwerge scheint besser zu sein als die Eizellen. Kreuzungen von Bastarden und Normalen als Eizellen-Pflanzen mit Zwerg-Pollen gelangen ganz gut ; die reziproken Kreuzungen jedoch sind alle fehlgeschlagen und ebenso Bestäubungen mit Pollen von einer sonst normalen *chlorina*-Rasse und von hohen, mittelhohen (heterozygoten) Individuen und Zwergen einer nächher zu besprechenden Rasse.

Wie zu erwarten war zeigte der anomale Typus sich konstant. Von drei Mutterpflanzen wurden die nach Selbstung gewonnenen Samen ausgesät. Die Zahl der Keimlinge war  $> 300$ ,  $> 500$  und  $> 2000$ . Nichts unterscheidet die ganz jungen Pflänzchen von jenen der Normalen und Bastarde. Erst wenn sie 5 bis 6 Wochen alt sind (in den Tropen nach etwa 4 Wochen) kann man sie mit Bestimmtheit von den anderen unterscheiden. Schon etwas früher zeigen sie sich an durch die ungewöhnliche Form des dritten oder vierten Blattes (die Kotylen nicht mitgezählt), welches etwas runder und meistens auch gerunzelt und buckelig ist. Völlige Sicherheit gibt wenn nicht das vierte jedenfalls das fünfte Blatt, das schon ziemlich langgestielt ist und an der Unterseite sowohl dunkler grüne Flecken, wo stellenweise sich Palisadenparenchym entwickelt hat, als auch lappenartige Anhängsel, die Haupt- und kleineren Seitennerven entlang, zwischen den grösseren Nebenadern trägt, kurz gesagt, aussieht wie Blätter Kroepoek-kranker <sup>1)</sup> Pflanzen. Die dunkleren Flecken des Palisadenparenchyms befinden sich mehr an den Rändern. Die folgenden Blätter bekommen immer schärfere Spitze, dunklere Farbe, sind mehr mit den Rändern aufwärts umgebogen und haben unregelmässigere und kleinere Spreiten. Mithin geht die Reduktion der Spreite mit stärkerem Wachstum an der Unterseite zusammen. Die stielartige Spitze wird allmählig fast so lang wie der eigentliche Blattstiel und schliesslich sind die höchsten Blätter und die Brakteen bloss Mittelrippen ohne Spreite (Tafel I Fig. 2 und 3).

Was die Beurteilung der Excrescenzen an der Blattunterseite angeht, ist es merkwürdig, dass WORSDELL <sup>2)</sup> sie als Vereinfachungen betrachtet: „This phenomenon has been introduced under the section „Simplification” because of the tendency, in the majority of leaves

<sup>1)</sup> ausgesprochen: Krupuk.

<sup>2)</sup> WORSDELL, W. C. The principles of plant-teratology I, p. 196, 1915.

Tabelle III. Selbstung des abgespaltenen normalen Typus und der N. deformis.

Nr.	Typus	Anzahl Exemplare		
		normal	Bastard	deformis
1104 M	Normaler Deli	539	—	—
1105 M	„ „	5	—	—
1105 W	„ „	66	—	—
1108 M	„ „	3	—	—
1109 M	„ „	88	—	—
1110 M	„ „	220	—	—
	„ „ total	921	—	—
244 W	N. deformis	—	—	56
245 W	„ „	—	—	56
247 W	„ „	—	—	1769
	„ „ total	—	—	1881

M in Medan, W in Wageningen.

producing ascidia and enations, towards the reduction in size, representing as they do stages in the formation of anther-structure; and an anther is an exceedingly reduced leaf-blade."

In den drei Saaten wurden 56, 56 und 1769, im ganzen 1881 Exemplare so gross gezogen, dass ihr Typus unverkennbar war, nicht nur nach den langen Blattstielen, sondern auch nach den Wucherungen der Blattunterseite, welche bei allen ohne Ausnahme auftraten.

*Nicotiana deformis*, wie ich sie heisse, ist also konstant, war in den Tropen, wo sie als Heterozygote entstanden ist, homozygotisch steril, bildete dort sogar keine Blüten, ist aber in West-Europa fertil.

Die Rückkreuzung des Bastards mit *deformis* lieferte einmal 274 *deformis* und 273 Bastarde, das zweite Mal 316 *deformis* und 313 Bastarde, zusammen 590 *deformis* und 586 Bastarde, das Verhältnis 1 : 1 (Tabelle IV).

Aus der Kreuzung normal  $\times$  *deformis* sind 320 Exemplare so gross gezogen worden, dass es sicher war, dass alle kurzgestielte Blätter hatten wie die Bastarde aus anderen Saaten.

Tabelle IV. Die Rückkreuzungen.

Nr.	Kreuzung	Die Anzahl Individuen				Verhältnis
		normal	Bastard	deformis	Total	
1111 M	Bastard $\times$ normal <sup>1)</sup>	145	156	—	301	1,0073 : 0,9927
1112 M	Bastard $\times$ normal <sup>2)</sup>	101	96	—	197	
1113 M	Normal <sup>1)</sup> $\times$ Bastard	303	289	—	592	
		549	541		1090	
248 W	Bastard $\times$ deformis	—	273	274	547	0,9966 : 1,0034
249 W	Bastard $\times$ deformis	—	313	316	629	
			586	590	1176	
250 W	Normal <sup>1)</sup> $\times$ deformis	—	320	—	320	

<sup>1)</sup> Der normale Typus war eine Schwesterpflanze des Bastards oder der deformis.

<sup>2)</sup> Der normale Typus gehörte zu einer anderen Rasse.

M in Medan, W in Wageningen.

Einige Besonderheiten sind noch zu erwähnen.

Erstens ist das Procent anomaler Pflanzen in Holland beträchtlich unregelmässiger als es in Medan war, wo durchschnittlich in Übereinstimmung mit der Theorie etwa 25 % *deformis* abspalteten. In Wageningen waren es von den 6 Jahre alten Samen im Jahr 1922 nur 19,4 %, im nächsten Jahr, als die Samen 7 Jahre alt waren, 29,3 %. Bei dem normalen Typus gab es in beiden Jahren ein Defizit : 20,6 und 23,8 %. Dasz die Samen mit homozygotischen Keimen am frühesten minderwertig werden, später keimen und im Anfang langsamer heranwachsen, liesz sich dadurch zeigen, dasz die aller kleinsten Keimpflanzen von den anderen abgesondert wurden.

Durchschnittlich ergab Nr. 220 in 1923 29,3 % *deformis*. Von den 576 Keimlingen kamen fast ein Zehntel, 55 Exemplare, „mit Verspätung“. Drei sind unerkannt eingegangen und der Procentsatz der Anomalen war 38,5, während er unter den Normalkeimern nur 28,5 ist. Der normale *Deli*-Typus, im ganzen 23,8 %, hat 17 Vertreter unter den 52 aller kleinsten Exemplaren, d. h. 32,7 %. Bei den Samen der auf Sumatra gewachsenen Pflanzen nimmt nach 6 oder 7 Jahren die Keimfähigkeit noch nicht, aber wohl die Keimungsenergie der Homozygoten



relativ stärker ab als die der Heterozygoten. Im Jahr 1923 war noch ziemlich dicht gesät worden, aber 1922 war die Saat noch viel dichter gewesen, und dadurch wurden die Spätlinge um so eher erstickt, was wahrscheinlich das Defizit der Homozygoten erklärt.

Von den Samen eines in Wageningen geselbsteten Bastards wurden 559 Keimlinge pikiert und von diesen gehörten 47 zu der Gruppe „verspätet“, wovon nachher 2 abgestorben sind. Durchschnittlich gibt es 21,2 % *deformis* und 26,0 % normal. Unter den 45 Nachzüglern sind aber 19 *deformis* oder 42,2 % und 6 normale oder 13,3 %. Die *deformis* ist also von Anfang an homozygotisch etwas langsamer in der Keimung, doch nicht so der homozygotische *Deli*-Typus.

Der zweite Punkt ist das Vorkommen von kollateralen accessorischen Knospen. In einer breit-bogenförmigen Reihe, deren Mitte die Achselknospe des Blattstieles vorstellt, und die „Wachstumsstreifen“ entlang, d. h. die Stellen, wo bei den sitzenden Blättern die Spreite über einige Centimeter als Flügel den Stengel abwärts folgt (der Name ist von LODEWIJKS<sup>1)</sup>), findet man zehn bis zwanzig gesonderte Blattanlagen, welche aber anfänglich wie Knospen aussehen. Sie sind alle etwa gleichzeitig entstanden, mehr oder weniger regelmässig in Doppelreihen geordnet und zeigen sich erst einige Wochen später als die Blätter zweier Sprosse, links und rechts des Blattstieles, mit ganz offener Ästivation. Wenn die Sprosse noch jung sind, ist der Querschnitt sehr schmal-elliptisch, fast linear. Bisweilen entstehen statt eines Sprosses zwei oder sogar drei kleine aus solcher linearen Anlage.

Der Achselsprosz wird oft unterdrückt, meistens entwickelt sich nur einer der beiden Nebensprosse weiter, selten gelangen alle drei Sprosse zur Entwicklung.

Die Entfaltung der Nebensprosse ist unregelmässig, nicht immer wachsen die äussersten Blattanlagen zuerst aus, dann und wann bleibt die Achse ganz kurz und zeigt der Sprosz sich nur in Form eines oder einiger Blätter, welche ebenfalls stark reducierte oder gar keine Spreite haben. Wenn die Stengelinternodien sehr kurz sind, wie in den Tropen, sieht die Pflanze dadurch teilweise etwa wie ein Hexenbesen aus (Siehe die Fig. 6, l. c. 1917). In Holland, wo der Stengel durch die Streckung der Internodien drei bis viermal so lang wird, ist das nicht der

<sup>1)</sup> LODEWIJKS, J. A. Erblchkeitsversuche mit Tabak. Ztschr. f. ind. A. u. V. Bd. V, S. 142, 1911.

Fall, wohl aber findet man fächerförmige Reihen von Seitensprossen und stiel förmigen Blättern mit einander abwechselnd.

Von den accessorischen Knospen sagt VELENOVSKY <sup>1)</sup>: „Beachtenswert ist der Umstand, dass die serialen Knospen einzig und allein nur bei den Dikotylen und die kollateralen nur bei den Monokotylen vorkommen, so dass dieses Merkmal eines der wichtigsten für beide genannten Pflanzengruppen ist. Ausnahmen von dieser Regel sind selten und häufig nur zufällig. So werden Kollateralknospen bei der Gattung *Acer* angeführt, welche ich jedoch hier noch niemals zu finden imstande war. *Briquet* führt Kollateralknospen im Blütenstande der Familie der *Verbenaceen* an. Alle diese und andere Angaben bezweifle ich ernstlich, weil häufig zweireihige Serialknospen mit kollateralen verwechselt werden.“

Dasz zwei seriale Reihen hier vorhanden wären, scheint mir der Stellung wegen nicht wahrscheinlich. Tatsächlich kann man mit einem Nebensprosse als Ausgangspunkt seriale Reihen auffinden, aber in anderen Fällen ist der zweite Sprosz nicht unter doch neben den ersten entstanden, kollateral. Nur bei sehr reichlicher Sproszbildung sieht man die Blattanlagen auch hier und dort zerstreut ohne Zusammenhang mit den vorhandenen älteren Knospen wie Adventivknospen hervorbrechen.

Die dritte Besonderheit ist genetisch interessanter. Wenn man die Tabelle II ansieht, leuchtet der D o m i n a n z w e c h s e l des Bastard-Typus während der Wachstumsperiode ein. Die ersten Blätter haben normale Spreiten wie der normale *Deli*-Tabák, die späteren zeigen „Kroepoek“ wie die Blätter der jungen *deformis*-Sämlinge vom vierten oder fünften Blatte an. Auf diesen Dominanzwechsel hatte ich beiläufig schon seinerzeit hingewiesen <sup>2)</sup>. Bei der fortschreitenden Entwicklung der Enzym-Theorie der Erbllichkeit verdient diese Tatsache jedoch nähere Betrachtung.

Schon 1911 hat HAGEDOORN <sup>3)</sup> in der Zusammenfassung seiner Arbeit „Autokatalytical substances“ diese Theorie formuliert: „Jeder

<sup>1)</sup> VELENOVSKY, Jos. Vergleichende Morphologie der Pflanzen II, S. 685, 1907.

<sup>2)</sup> l. c. S. 7 (Englische gekürzte Übersetzung S. 19).

<sup>3)</sup> HAGEDOORN, A. L. Autokatalytical substances the determinants for the inheritable characters. Vortr. u. Aufs. ü. Entwicklungsmechanik d. Organismen. Heft XII, 1911.

der vererbten Entwicklungsfaktoren ist ein bestimmter chemische Stoff, welcher ein Ferment für seine eigene Synthese ist”.

Weiter ausgearbeitet finden wir die Theorie in BEYERINCK's <sup>1)</sup> Untersuchungen an Bakterien und Gallen, vor allem aber in GOLDSCHMIDT's <sup>2)</sup> Schriften über seine Versuche mit *Lymantria dispar*. Anfangs sich auf eine Theorie der Geschlechts-Enzymen beschränkend hat GOLDSCHMIDT <sup>3)</sup> nachher alle Mendelfaktoren in diesen Gesichtskreis gezogen und den Faktoren nicht nur qualitative sondern auch quantitative Unterschiede zuerkannt: “Wenn nun die Erbfaktoren, genau wie die Geschlechtstfaktoren nicht nur eine qualitative Verschiedenheit haben, sondern auch genau dosierte Quantitäten besitzen, denen eine bestimmte Geschwindigkeit der Produktion der Differenzierungshormone entspricht, so ist der Rhythmus der koordinierten Differenzierungsvorgänge gewährleistet”. Und: “Dasz es sehr wohl möglich ist, eine bestimmte physiologische Vorstellung vom Wesen der Erbfaktoren zu entwickeln, die der Quantität der als Faktor übertragenen Substanz, wahrscheinlich eines Enzyms, die grösste Wichtigkeit zuerkennt.”

GOLDSCHMIDT gibt ein Beispiel des Dominanzwechsels bei der Entwicklung von Schwammspinnerraupen, Bastarden heller und dunkler Rassen, die sich in jungen Stadien etwa intermediär verhalten, aber mit vorrückendem Wachstum immer dunkler werden und sich schliesslich ganz auf der dunklen Seite finden. Mit dem *N. deformis*-Bastarde steht es etwas anders, den würde man eher im Anfang normal heissen und erst am Ende der Wachstumsperiode, oder wenigstens nicht bevor die Mitte erreicht ist, intermediär, wenn man *deformis* ebenfalls nach den späteren Blättern beurteilt.

Besser aber kann man von zwei Entwicklungsreihen mit demselben Anfangsstadium (normal) sprechen, wobei die Schnelligkeit für *deformis* viel grösser ist als für den *deformis*-Bastard, der erst etwa am zehnten oder zwölften Blatte das Kroepoek-Phänomen zeigt, während die *deformis* schon am vierten oder fünften Blatte die dunklen Flecken

<sup>1)</sup> BEYERINCK, M. W. The enzyme theory of heredity. Proc. Kon. Ak. v. Wetenschappen, Amsterdam, vol. XIX p. 1275—1289, 1917.

<sup>2)</sup> GOLDSCHMIDT, R. Genetic factors and enzyme reaction. Science 43, p. 98—100, 1916.

<sup>3)</sup> GOLDSCHMIDT, R. Einführung in die Vererbungswissenschaft. 3. Aufl. S. 383, 1920.



und die lappenartigen Anhängsel sehen lässt, und wobei der Bastard auf dieser Stufe stehen bleibt, die *deformis* aber die Anomalie weiter entwickelt. Diese beiden Entwicklungsreihen lassen sich am einfachsten verstehen, wenn man sie im Lichte der Enzymtheorie als Reihen von Stadien fortschreitender Reaktionen verschiedener Quantitäten desselben Enzyms betrachtet.

Aber dann würde man besser nicht nur den Unterschied zwischen

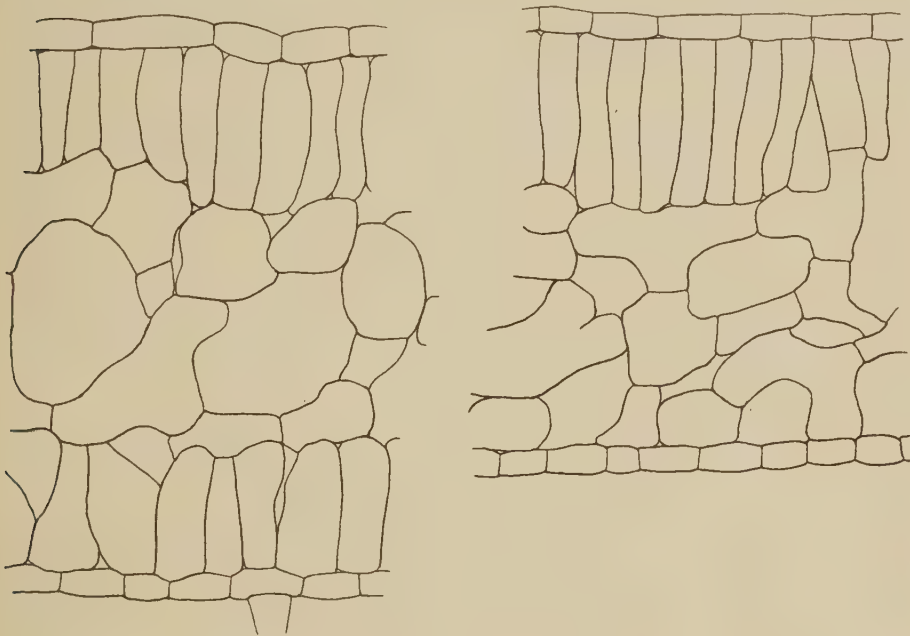


Fig. 1. *N. deformis*, Querschnitt eines Blattes. Rechts: normaler Blattbau; links: dunkelgrüne Flecke desselben Blattes mit Palisadenparenchym an beiden Seiten.  $\pm 220 \times$ .

*deformis* und dem *deformis*-Bastarde quantitativ nennen, sondern auch jenen zwischen diesen beiden und dem normalen *Deli*-Tabak, und was die Blattwucherungen betrifft, dem normalen *Vorstenlandschen* Tabak. Denn auch diese beiden letzten können unter gewissen Umständen die als „Kroepoek“ bekannten Anhängsel bilden.

Das erste Mal wurde die Kroepoek-Krankheit von RACIBORSKI <sup>1)</sup> beschrieben im Jahr 1898 von Tabak in Java. 1903 erntete JENSEN <sup>2)</sup> Sa-

<sup>1)</sup> Jaarverslag van 's Lands Plantentuin 1898, p. 83, oder in:

<sup>2)</sup> JENSEN, HJ. Onderzoekingen over tabak der Vorstenlanden. Verslagen v. h. Proefstation voor tabak 1898—1911. Meded. v. h. Proefstation voor Vorstenlandsche tabak, No. V, p. 77, 1913.

men von geselbsteten Kroepoek-kranken Pflanzen und in der Nachkommenschaft zählte er nächstes Jahr nur 2 % Kroepoek-Kranke. Daraus schloß er, dasz die Krankheit nicht erblich ist. Dies hat LODEWIJKS<sup>1)</sup> bestätigt. Zum selben Schlusz kommt auch LUDWIGS<sup>2)</sup>. Auf dem verwitterten Basaltboden Kameruns, der das Wasser ausserordentlich leicht durchläßt, wurde von 1911 bis 1913 abwechselnd gesunder *Deli-Tabak* gezogen oder schwer Kroepoek-kranker, je nachdem man im Herbst nach der Regenzeit oder im Frühjahr nach der Trockenzeit gepflanzt hatte. LUDWIGS meint: „dasz es sich um eine physiologische Krankheitserscheinung handle, um eine Krankheit, die auf Ernährungsstörungen beruht.“

Die Richtung des Einrollens der Blätter ist offenbar kein konstanter Unterschied. *N. deformis* läßt immer die Blattunterseite schneller wachsen als die Oberseite, die Blätter sind aufwärts gekrümmt. Der auf Toentoengan aufgefundene Bastard hatte aber klauenförmig gebogene Blätter. In den Abbildungen LUDWIGS's 2a und 2b sind die Blätter nach unten zusammengezogen, in JENSEN's<sup>3)</sup> Tafel 21 teilweise an den Rändern aufwärts eingerollt.

In der niedrigen Gestalt besteht Übereinstimmung zwischen *deformis* und den Kroepoek-kranken Exemplaren. Nach LUDWIGS erreichen letztere etwa ein Drittel der normalen Höhe.

Gewisz kann man *N. deformis* nicht ohne weiteres als nur Kroepoek-kranken *Deli-Tabak* auffassen. *Deformis* hat verschiedene Merkmale, z. B. das Fehlen der Spreiten an den oberen Blättern, welche bei Kroepoek-kranken Pflanzen nicht vorkommen. Man könnte die röhrenförmigen Extra-Corollarteile mit den lappenartigen Anhängseln der Blätter vergleichen, findet aber kein Analogon beim Kroepoek-kranken Tabak, der normale Corollen bildet, jedoch die Krankheit an den Kelchblättern deutlich aufweisen kann, wie JENSEN's farbige Tafel 22 zeigt. Das habe ich bei *N. deformis* niemals beobachtet, wohl aber andere Anomalien wie Adesmie der Krone und des Kelches und Becherbildung der Sepalen.

<sup>1)</sup> LODEWYKS, J. A. l. c. 1911, S. 143.

<sup>2)</sup> LUDWIGS, K. Über die Kroepoek-Krankheit des Tabaks in Kamerun. Ber. d. d. bot. Ges. XXXI, S. 536—543, 1913.

<sup>3)</sup> JENSEN, HJ. Ziekten van de tabak in de Vorstenlanden. Meded. v. h. Proefstation voor Vorstenlandsche tabak No. XL, 1921.

Trotzdem bleibt es wahr, dass die für die Kroepoek-Krankheit am meisten charakteristischen Merkmale, die in den kranken Individuen des *Deli-* und des *Vorstenlandschen* Tabaks, also in Modifikationen, nur phänotypisch vorhanden sind, bei *N. deformis* erblich fixiert als Züge des Genotypus vorkommen.

Man kann Bedenken vorbringen gegen die Parallele, die wir ziehen wollen zwischen den Erscheinungen bei Raupen mit ihrem Zirkulationssystem der Blutgefäße und jenen bei Pflanzen, deren Plasmodesmen doch nur unvollkommen aus den gesonderten Zellen eine Einheit bilden. Den mit der Zeit steigenden Effekt einer Enzymwirkung oder das

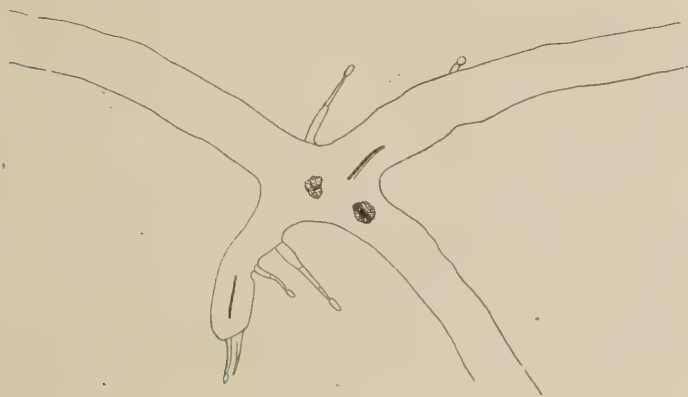


Fig. 2. *N. deformis*, Querschnitt eines Blattteiles mit lappenartigen Anhängseln an der Unterseite. Der Xylem-Teil des Gefäßbündels schwarz.  $\pm 22 \times$ .

frühere Auftreten der Reaktion bei grösserer Quantität des Enzyms kann man sich bei Pflanzen nicht so gut vorstellen. Jedoch besteht in beiden Fällen Übereinstimmung in der allmählich bis zum Dominanzwechsel fortschreitenden Änderung.

Es besteht aber noch mehr Veranlassung an nur quantitative Unterschiede zu denken.

Im Jahr 1916 erhielt ich ein zweites Exemplar von der Pflanzung Ramboetan, ebenfalls mit langgestielten Blättern, aber weniger kräftig entwickelt. Es hat spärlich geblüht und die Menge der Samen war gering. Im ganzen bekam ich aus diesen 555 Sämlinge, welche alle ganz



normale sitzend-herablaufende Blätter besaßen. Damals dachte ich, dasz Spaltung stattgefunden habe und nur der normale Typus lebensfähig übergeblieben sei, was im Zusammenhang mit den vielen tauben Samen nicht unmöglich wäre. Jetzt zweifle ich jedoch, dasz diese Anschauung richtig ist.

JENSEN <sup>1)</sup> hat nämlich 1911 die Fotografie einer Tabakpflanze von der Unternehmung Kebon Aroem publiciert, welche genau wie *N. deformis* aussieht, auch fast nichts als Mittelnerven und einige winzige Spreiten besitzt. Nur ein einziges Blatt, auf der Fotografie das unter-

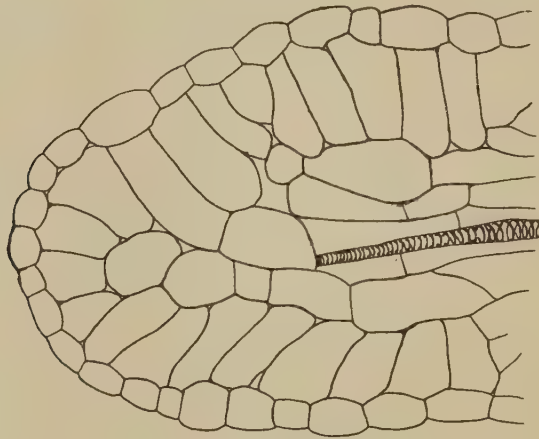


Fig. 3. Randteil des Blattauswuchses in Fig. 2. Palisadenparenchym ringsumher.  $\pm 230 \times$ .

ste, macht eine Ausnahme: es ist ganz normal und sitzend. Der Stellung dieses Blattes wegen dürfte man mit Bestimmtheit sagen, dasz noch einige solche normale Blätter darunter vorhanden waren. Wenn das nicht der Fall gewesen wäre, so hätte der javanische Arbeiter das Exemplar sicher nicht ausgepflanzt. Während des vegetativen Wachstums hat ein Umschlag zum *deformis*-Typus stattgefunden, und zwar ganz plötzlich, ohne Zwischenstufen wie sie z. B. der *deformis*-Bastard aufweist. In der Abbildung trägt die Pflanze Blütenknospen. Sie hat nach Selbstung Samen produziert, aber auch aus diesen gingen nur ganz normale Tabakpflanzen mit sitzenden Blättern hervor. Auf meine

<sup>1)</sup> JENSEN, H.J. Onderzoekingen over tabak der Vorstenlanden. Verslag over 1910. (In „Verslagen v. h. Proefstation voor tabak 1898 tot 1911“ als Tafel Nr. 6).

Bitte ist Herr Dr. JENSEN so liebenswürdig gewesen seine Notizen nachzusehen und mir zu berichten, dasz er etwa 500 Keimpflanzen bekommen und davon 57 groszgezogen hatte, ausnahmslos völlig normal.

Diese Pflanze, in den oberen Blättern der homozygotischen *deformis* gleich, phänotypisch total modifiziert, hat nur ganz normale Kinder hervorgebracht. Nichts spricht dafür, dasz hier der normale Typus als ein Viertel aller Keime übergeblieben sein sollte, denn Spaltung wäre an und für sich unerwartet. Die somatische „Mutations“-Erscheinung hat das Idioplasma nicht mitbeteiligt (wenn man wenigstens nicht annehmen will, was doch recht unwahrscheinlich ist, dasz die Beteiligung für die 500 Keime mindestens 500 mal in den Embryosackmutterzellen und mindestens 125 mal in den Pollenmutterzellen rückgängig gemacht wäre), ist auch nicht mit dem Plasma der Eizellen „vererbt“.



Fig. 4. Querschnitt durch den Basalteil einer Blütenkrone von *N. deformis*. Rechts und links von dem Staubblatte A die Katacorollaranhängsel B.  $\pm 38 \times$ .

Wenn es aber so steht mit einer der homozygotischen *deformis* ähnlichen Pflanze, dann ist es auch ganz unsicher ob meine Ramboetan-Pflanze, die nur der heterozygotischen *deformis* glich, genetisch ebenso heterozygotisch war wie sie sich phänotypisch intermediär zeigte. Natürlich wird für die letztere ein letaler Faktor die Situation retten können, aber für JENSEN's Kebon Aroem-Pflanze würde sogar der Letalfaktor versagen.

Weil bei dieser Kebon Aroem-Pflanze das Idioplasma unverändert geblieben ist, kann man sich vorstellen, dasz dieser *deformis* ähnliche Typus entstanden sei als Resultat einer von besonderen äusseren Umständen beschleunigten Reaktion bei sich gleichbleibender Dosis des Enzyms, während in der *N. deformis* derselbe Effekt erreicht sei unter

den gewöhnlichen Umständen infolge eines Unterschieds im Quantum des Enzyms, welcher quantitative Unterschied als erblicher Faktor übertragen wird.

Dasz die äusseren Umstände — Wachsen in den Tropen oder in West-Europa — für *N. deformis* von groszem Einfluss sind, ist klar. Aber auch auf Sumatra macht es noch einen kleinen Unterschied aus, ob die Pflanzen in der Trockenzeit (bei heissem und hellem Wetter) oder in der Regenzeit wachsen. Durch die Güte des Herrn Dr. S. C. J. JOCHEMS erhielt ich noch einige fotografische Aufnahmen der *N. deformis*, wie sie in Medan aussieht. Diese hat er im Januar machen lassen, d. h. am Ende der Regenzeit. Die Pflanzen sind folglich bei kühlerem und trüberem Wetter gewachsen. Wenn man das Bild (Tafel I Fig. 3) mit meiner Fig. 6 (1917) vergleicht, so zeigt letztere weniger Blattspreite-Entwicklung. Die Pflanze vom Januar 1923 gleicht schon etwas mehr der *deformis*, wie sie in Holland ist, blüht aber nicht.

Drei Exemplare der *deformis*, die schon 4 bis 5 abnorme Blätter gebildet hatten, alle mit unregelmässiger Spreite und groszen Wucherungen, teilweise auch tordiert, wurden aus dem Gewächshaus ins Freie übergepflanzt, aber doch mit Glasscheiben geschützt. Die folgenden vier oder fünf bei kaltem Wetter entfalteten Blätter waren regelmässig und normal gebaut, ohne Wucherungen, ganz wie jene der Bastarde. Ohne die unteren abnormen Blätter würde man die Pflanzen sicher für *deformis*-Bastarde gehalten haben, sogar wenn die ersten Blüten sich schon öffneten.

Die Blütezeit ist in Holland ebenfalls von den äusseren Umständen abhängig. Im Jahr 1922 waren Frühling und Vorsommer ziemlich heiss und sonnig und die *N. deformis* blühte später als der normale *Deli* oder der Bastard. 1923 waren Frühling und Vorsommer kalt, von Sonnenschein hat man sehr wenig bemerkt und *N. deformis* war die erste, welche die Blüten öffnete. Für eine in den Tropen entstandene Art kann man das eigentümlich finden, die Erscheinung, dasz Einschränkung der Beleuchtung (und Wärme?) den Tabak zum früheren Blühen stimulieren kann, ist aber nicht neu, GARNER und ALLARD<sup>1)</sup> haben darüber berichtet. Merkwürdig ist, dasz offenbar nur gewisse Varietäten

---

<sup>1)</sup> GARNER, W. W. and H. A. ALLARD. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. Journ. of agric. research XVIII, p. 553—606, 1920.



der *N. tabacum*, wie *Maryland Mammoth* und *Steward 70-leaf Cuban*, sich so verfrühen lassen, und andere keinen Unterschied gegen die Kontrolle aufweisen oder sogar merklich verspätet sind, wie *Connecticut Broadleaf* und *N. rustica*.

Für *N. deformis* scheint mir doch, dass Wärme-Unterschiede von mindestens so groszer Bedeutung sind wie jene der Beleuchtung, denn fünf *deformis*-Pflanzen haben im geheizten Gewächshaus nicht geblüht, und drei andere in einem anderen ebenfalls geheizten Gewächshaus ebenso wenig. In beiden Gewächshäusern war die Temperatur entschieden höher, fast tropisch, die Beleuchtung jedoch die gleiche oder sogar etwas schwächer als in den beiden nicht geheizten Gewächshäusern.

Eine überwinterte *deformis*-Pflanze, welche den ganzen Frühling hindurch geblüht hatte, stellte Ende Juni das Blühen ein und ein gros-



Fig. 5. Abnormes Staubblatt einer *N. deformis*-Blüte. 8 ×

zer Spross der im Begriff stand zur Blütenbildung überzugehen, gab das Wachstum auf. Das Wetter war damals ja viel heller und heisser geworden, aber das war für die Pflanzen in den nicht geheizten Gewächshäusern natürlich auch der Fall. Für letztere war die Temperatur, vor allem die Nachttemperatur, viel niedriger und alle 40 gelangten zur Blütenbildung.

Es wäre jetzt voreilig die Mosaikkrankheit einem Enzym zuzuschrei-

ben. Aber einmal auf dem Weg die Enzymtheorie der Erbllichkeit als Arbeitshypothese — mehr ist sie vorläufig nicht — zu verwenden, kann ich doch nicht unterlassen auf die Übereinstimmung zwischen den Erscheinungen der *N. deformis* und jenen mosaikkranker Pflanzen hinzuweisen. JENSEN hat seine Kebon Aroem-Pflanze mit einer mosaikkranker Tomate verglichen, die von FRL. JOH. WESTERDIJK <sup>1)</sup> abgebildet ist und sehr stark reducierte Blattspreite hat. Dieselbe Übereinstimmung finde ich zwischen der *deformis* in Holland und den Bildern mosaikkranken Tabaks von ALLARD <sup>2)</sup>, sowohl was die Blätter (extra lange Träufelspitzen und Blatttorsionen in Tafel 35) als die Anhängsel der Blütenkrone angeht: "All phases of catacorolla in the blossoms and mottling and distortions in the leaves are shown in the hybrids affected with the mosaic disease of *N. viscosum* as in ordinary tobacco plants affected with the common form of the mosaic disease". Und zu Tafel 36: "Although this mosaic disease has never produced instances of catacorolla in *N. viscosum*, all phases of catacorolla are produced in the hybrid. Catacorolla is a common malformation in varieties of *N. tabacum* as a result of the ordinary form of the mosaic disease."

Die phänotypische Übereinstimmung liegt vor Augen, man muss aber bedenken, dass es noch nicht dasselbe ist, ob wir eine nach LODEWIJKS <sup>3)</sup> leicht heilbare Krankheit, eine nicht erbliche Änderung, auf eine Enzymwirkung zurückführen wollen, oder ob wir der erblichen Anlage, die körperlich in einem Chromosom lokalisiert ist, die Enzymnatur zuschreiben. Bis jetzt haben weder Nadelinfektionen mit *deformis*-Material an normalem *Deli*, *deformis*-Bastarden, *Vorstenlandschen* Tabak und *Hatano*, noch Pfropfung des *deformis*-Bastards und des *Vorstenlandschen* Tabaks auf *deformis* eine Spur der Übertragung gezeigt.

<sup>1)</sup> WESTERDIJK, JOH. Die Mosaikkrankheit der Tomaten. Med. Phytopathol. lab. „Willie Commelin Scholten“. Amsterdam I, 1910 (Tafel III).

<sup>2)</sup> ALLARD, H. A. A specific mosaic disease in *Nicotiana viscosum* distinct from the mosaic disease of tobacco. Journ. of agric. research VII, p. 481—486, 1916.

<sup>3)</sup> LODEWIJKS, J. A. Zur Mosaikkrankheit des Tabaks. Rec. d. trav. bot. néerland. VII, S. 107—129, 1910: „Weder Verdunklung noch farbiges Licht haben eine merkbare Wirkung auf die Mosaikkrankheit, wenn die gesunden Blätter nicht in ungeschwächtem Tageslichte assimilieren können. Unter letzterer Bedingung hat Verdunklung eine Hemmung, rötliches Licht einen Rückgang, bläuliches Licht eine Heilung der Krankheit zur Folge.“

Schliesslich taucht die Frage auf, ob allen jenen Unterschieden zwischen *N. deformis* und dem normalen *Deli*-Tabak nur ein einziger „unit-character“ zugrunde liegt. JENSEN <sup>1)</sup> und LODEWIJKS <sup>2)</sup> haben gefülltblütigen *Vorstenlandschen* Tabak beschrieben mit Wachstumsstreifen am Stengel. ARISZ <sup>3)</sup> hat denselben Typus in der siebenten Generation einer *Kedoe*-Linie aufgefunden und als „Mutante C“ beschrieben. Nach LODEWIJKS sind neun Merkmale (1. Krone doppelt, 2. Wachstumsstreifen, 3. Stengel hin und her gebogen, 4. Stengel ziemlich kurz, 5. Stengel nicht geflügelt, 6. Blätter schmal, 7. Blätter mit Wucherungen, 8. Hauptnerven tordiert, 9. Narbe mit Wucherungen) durch Hybridisation nicht von einander zu trennen, werden also von einer einzigen Erbinheit hervorgerufen. Er beschreibt den Bastard: „Die Flügel des Stengels der Bastarde sind breit wie die der einfachblütigen Rassen, die Blattunterseite ist mit sehr kleinen Wucherungen bedeckt, die die Oberfläche wie gekörnt und die Blattspreite in der Durchsicht wie punktiert erscheinen lassen. Nur durch diese gekörnte Blattunterseite unterscheiden sich die Bastarde von der einfachblütigen Rasse und ähneln hierin mehr der doppeltblütigen, wenn auch nur in sehr schwachem Grade; die Narbe ist glatt wie die der ersteren Rasse. Auch die Torsion des Blattstieles fehlt nahezu völlig, zeigt sich jedenfalls nur ausnahmsweise und ist deshalb nicht von einem Windschaden zu unterscheiden. Aus Obengesagtem geht also hervor, dass die Merkmale der einfachblütigen Rasse nahezu ohne Ausnahme dominieren.“

Eine Aussaat von 411 Exemplaren ergab 25,5 % doppeltblütige, 49,6 % Bastard- und 24,8 einfachblütige Pflanzen. Solche Verhältniszahlen fand auch ARISZ. Die Mendelspaltung verläuft also ebenso glatt wie jene der *deformis*; sitzend ohne Flügel — sitzend-herablaufend ist ebenso gut ein Merkmalspaar wie gestielt — sitzend-herablaufend, nur benimmt sich der Bastard etwas anders, ist mit *deformis* deutlicher intermediär und zeigt mit den doppeltblütigen Rassen des *Vorstenlandschen* oder des *Kedoe*-Tabaks nur das rezessive Merkmal. Was die Blattwucherungen jedoch betrifft sind auch letztere Bastarde nicht rein rezessiv. Vielleicht liegt ein Fall von multiplen Allelomorphismus

<sup>1)</sup> JENSEN, HJ. l. c. 1913, S. 126.

<sup>2)</sup> LODEWIJKS, J. A. l. c. 1911, S. 144.

<sup>3)</sup> ARISZ, H. W. Over mutaties bij tabak. Tweede Nederlandsch-Indisch natuurwetenschappelijk congres, Bandoeng, 1922.



vor, und hoffentlich werde ich nächstes Jahr imstande sein diese Sache zu untersuchen.

ARISZ meint auf Grund des Verhaltens seiner Mutanten A und B mit Catacorollar-Anhängseln, Verwachsungen in der Krone, u. s. w., dasz man es auch bei der Mutante C mit einer ganzen Reihe von Eigenschaften zu tun hat. Von A und B war es ihm möglich durch Selektion verschiedene Linien zu gewinnen mit groszen Unterschieden in der durchschnittlichen Anzahl der Verwachsungsstellen und der Catacorollar-Teile.

Zwingenden Grund zu solcher Annahme für *N. deformis* sehe ich bis jetzt nicht, unmöglich ist sie aber nicht, bei quantitativen Unterschieden von ansehnlicher Grösze wäre eine solche Sachlage ja nicht so überraschend. Bloss für die gestielten Blätter der *Nicotiana angustifolia* und die sitzenden der *N. macrophylla* schätzen SETCHELL, GOOD-SPEED und CLAUSEN <sup>1)</sup> den Unterschied auf drei Faktoren.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. *Nicotiana deformis* n. sp. ist im Jahr 1914 auf Sumatra als Bastard aus dem *Deli*-Tabak entstanden. In den Tropen hat sie niemals Blüten gebildet, in Holland blühen aber alle Exemplare wenn die Temperatur im Gewächshaus nur nicht zu tropisch ist. Die neue Art ist also für das Klima, worunter sie entstanden ist, nicht geeignet und die Konstanz hat sich erst im kühleren Klima gezeigt.

2. *N. deformis* unterscheidet sich von dem normalen *Deli*-Tabak durch niedrigen Wuchs, hinundhergebogenen Stengel, Wachstumstreifen, starke Bildung von k o l l a t e r a l e n accessorischen Knospen, langgestielte unregelmässige Blätter mit kleiner Spreite und langer Träufelspitze (in den höheren Lagen bestehen Blätter und Brakteen sogar nur aus Mittelrippen) mit Wucherungen an der Unterseite, durch das Fehlen der Blüten in den Tropen und Adesmie und Katacorollar-Bildung der Krone in West-Europa.

3. Alle diese Unterschiede vererben sich zusammen als von einem Faktor verursacht (Spaltung des Bastards : 2168 normale, 4489 Bastard- und 2168 *deformis*-Pflanzen).

<sup>1)</sup> SETCHELL, W. A., TH. H. GOODSPEED and R. E. CLAUSEN. Inheritance in *Nicotiana tabacum* I. A report on the results of crossing certain varieties. Univ. of California publications in botany Vol. 5, pp. 457—582, 1922.

4. Die Rückkreuzung des Bastards mit der *deformis* lieferte 586 Bastard- und 590 *deformis*-Pflanzen, jene des Bastards mit den normalen *Deli* 549 *Deli*- und 541 Bastard-Pflanzen, in beiden Fällen also das Verhältnis 1 : 1. Aus der Kreuzung *Deli*  $\times$  *deformis* gingen 320 Exemplare hervor, alle vom Bastard-Typus.

5. Die Blattwucherungen (lappenartige Anhängsel und dunkelgrüne Flecke, wo stellenweise auch an der Unterseite Palisadenparenchym sich entwickelt hat) kommen, nicht erblich, bei „Kroepoek-krankem *Deli*- und *Vorstenlandschen* Tabak vor.

6. Der Bastard ist im groszen und ganzen intermediär, aber nicht in allen Merkmalen gleich stark.

7. Alle drei Typen, der normale *Deli*, der Bastard und die *deformis*, fangen damit an, dasz sie normalgebaute Blätter bilden. Der *Deli*-Tabak zeigt die Wucherungen an den späteren Blättern auf Sumatra fast niemals, sehr oft in Kamerun aber nur in der Trockenzeit und immer nur phänotypisch, die beiden anderen dagegen zeigen sie immer und genotypisch, wobei der Bastard erst drei bis fünf Wochen später anfängt als die *deformis* und hinter letzterer in der Anzahl und Grösze der Anhängsel weit zurückbleibt. Beim Bastard könnte man also von *D o m i n a n z w e c h s e l* reden wie GOLDSCHMIDT bei den Bastard-raupen heller und dunkler Rassen des Schwammspinners.

8. Der Vorgang ist am besten verständlich bei der Annahme, dasz der Unterschied zwischen *N. deformis* und dem normalen *Deli*-Tabak ein quantitativer ist und dasz die Erbfaktoren Enzymnatur besitzen.

9. Die *N. deformis* erinnert in den Blatt- und Blütenanomalien nicht nur an *K r o e p o e k - k r a n k e* sondern auch an *m o s a i k k r a n k e* Pflanzen.

10. Die homozygotische *N. deformis* keimt und wächst von Anfang an etwas langsamer als der *Deli*-Tabak und der Bastard dieser beiden. Der homozygotische *Deli* hat nach sechs Jahren noch nicht seine Keimfähigkeit doch wohl einen Teil seiner *K e i m u n g s e n e r g i e* eingebüzt. Dadurch ist in Saaten alter Samen der Bastard im Vorteil.

## TAFELERKLÄRUNG

## I.

Fig. 1. Blätterreihe: 1. Deli, 2. der Bastard, 3—8 *N. deformis*, immer höher am Stengel (alles in Holland gewachsen).

Fig. 2. *N. deformis* in Holland.

Fig. 3. *N. deformis* auf Sumatra.

## II.

Fig. 1. Blattunterseite des Bastards mit lappenartigen Anhängseln in der Nähe des Mittelnerves und dunklen kleinen Flecken an der Spitze.

Fig. 2. Blütenstand der *N. deformis*.

Fig. 3. Stark eingeschlitzte Blüte der *N. deformis*, Kelchbecher.

Fig. 4. Dieselbe von der anderen Seite.

Fig. 5. Starkes Auslaufen der accessorischen Knospen, die „Wachstumsstreifen“ entlang, nach Entfernung des Gipfels.

---





Fig. 1

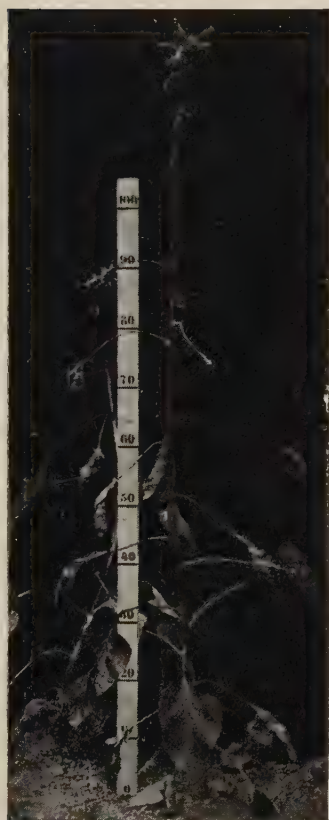


Fig. 2



Fig. 3



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5

## A NEW DOMINANT COLOR PATTERN AND COMBINATIONS THAT BREED TRUE IN THE GROUSE LOCUSTS <sup>1)</sup>

by

ROBERT K. NABOURS, *Manhattan, Kansas, U.S.A.*

Among the grouse locusts (Tettigidae) there are many conspicuous dominant color patterns. Something is known about the factor relations of forty-one of these elementary patterns in three species of as many genera. Thirty-two have been reported, *Paratettix texanus* (Nabours '14, '17), *Apotettix eurycephalus* (Nabours '19), and *Tettigidea parvipennis* (Bellamy '17). Only one of these elementary patterns is definitely known to have originated in the laboratory.

This new pattern, in *P. texanus*, was first reported as possibly a case of linkage of some kind (Nabours '17(b), p. 48, Mating 472B IS), but considerable subsequent experience with those that are unmistakably linked has changed that view. It has not yet been discovered in nature. It is strikingly distinct and certainly germinal, having maintained its individuality eight years, through twenty-seven generations, and numerous combinations (Plate, Sm/Sm. Originally designated IS IS). It segregates alternatively from the original pattern (Plate, S/S) from which it mutated, as well as from eleven others of the multiple allelomorphs with which it has been combined (Nabours '17, B, C, D, E, F, H, I, J, N, P and Q). The individuals bearing the factor for this new pattern are at least as vigorous as any of those found in the wild state. Specimens of it were placed in the field in 1921, and again in 1922, and although not yet recovered, it is believed that they will survive as well as any.

Whatever the cause, a profound change has occurred in the factor for

---

<sup>1)</sup> Paper No. 67. Department of Zoology, Kansas State Agricultural College Experiment Station.



the pattern S, and a new true breeding dominant pattern (Sm.) is the result. Isolation is not necessary for its perpetuation.

New, true breeding, dominant color pattern complexes that might be considered units, were the elementary patterns composing them not individually known, may be, and have been developed in large numbers by making individuals homozygous for two or more factors for dominant patterns. This may be accomplished either by linkage when that is possible, or by bringing together the factors in different series, or on different pairs of chromosomes, when there is that arrangement. In either case isolation is necessary for complete perpetuation; in separate cages, if in the laboratory, and geographical isolation, if in the wild state.

Referring to the plate, the last four partly modified photographs, of the upper row, *Paratettix texanus* Hancock, illustrate progress in the development of complex patterns by the combination of factors each of which appears to be on a different pair of chromosomes. The factor for the pattern B is supposed to be a mutant of a gene on one pair of chromosomes of the normal recessive  $+/+$ ,  $\Theta$  a mutant on another pair, and  $\Phi$  a mutant on still another (none of these mutations is known to have occurred in the laboratory). Bringing these together so that individuals may become homozygous for any one, two, or three is a very simple matter and has been done many times. [ $+/+$  (originally AA), BB and  $\Theta \Theta$ , Jour. of Genetics, Vol. 7, No. 1,  $\Phi \Phi$  is new. Each is different from the other and breeds absolutely true <sup>1</sup>).

Referring to the plate again, the lower row represents *Apotettix eurycephalus* Hancock (Nabours '19). The first four drawings represent probable mutants, though none has been detected as having originated in the laboratory. These four are capable of linking and it is a very simple, though for T and K, an extended procedure to produce the complex patterns shown in the last three figures of this bottom row <sup>2</sup>).

<sup>1</sup>) J. B. S. Haldane, Journal of Genetics, Vol. 8, No. 4, after reviewing the author's data (Nabours '14, '17), suggests, possibly with good reason, that instead of being an independently segregating factor,  $\Theta$  crosses over with B and the other members of the multiple allelomorphous group to the extent of about 24 % in the males and 46 % in the females. Nevertheless, the end result with respect to the development of pattern complexes would be the same.

<sup>2</sup>) The normal recessive type in *A. eurycephalus*, represented also by the symbol  $+/+$ , is so much like  $+/+$  (old AA) in *P. texanus* that the one figure (Plate,  $+/+$ ) will serve at present for both. There are so far eleven factors for color pat-

by Mr. S. Fred Prince.

The photographs (upper) have been compared with the drawings (lower) made.

The last stage of the development of the complex is the appearance of the relative frequency of the successive stages, right now, several times over, on one of the series, and on the other, on one of the chromosomes. The last

[illegible]

ЭТАЖНО ПОИЛАН. ЧУХЕ

In the upper row are photographs of Parnassius alexis Hancock, six of them

4

# EXPLANTION OF PLATE

This image shows a blank, aged, cream-colored page, likely an endpaper or flyleaf of a book. The paper has a slightly textured appearance with some minor creases and discoloration, characteristic of old paper. There is no text or other markings on the page.

10

100

...

18

1. The first part of the text discusses the importance of maintaining accurate records of all transactions and activities related to the business. It emphasizes the need for transparency and accountability, particularly in the context of financial reporting and tax compliance. The author notes that proper record-keeping is essential for identifying trends, managing risks, and ensuring the integrity of the organization's data.

[illegible]

the pattern S, and a new true breeding dominant pattern (Sm.) is the result. Isolation is not necessary for its perpetuation.

New, true breeding, dominant color pattern complexes that might be considered units, were the elementary patterns composing them not individually known, may be, and have been developed in large numbers by making individuals homozygous for two or more factors for dominant patterns. This may be accomplished either by linkage when

that is possible, or by selection of the appropriate pairs of individuals. In either case, isolation is necessary. If in the laboratory, the isolation may be accomplished by the use of the appropriate breeding pairs.

According to the plan of the upper row, *Paratettix texanus* Hancock, six of them

colored. The first one is also representative of the normal recessive *Apollithix eurycephalus* Hancock (lower). The S/S is a pattern often found in nature. Sm/

Sm (formerly called IS IS) is a mutant of S/S. B/B and  $\Phi$  are frequently found in the field. B/B $\Phi$ / $\Phi$  is homozygous for both B and  $\Phi$  each presumably in a

different series. B/B $\Phi$ / $\Phi$  is homozygous for both B and  $\Phi$ ,  $\Phi$  being in still a different series B/B $\Phi$ / $\Phi$   $\Phi$ / $\Phi$  is homozygous for all three dominants. All breed true.

The first four of the lower row represent respective mutants at different loci in the same series, or on one pair of chromosomes in *A. eurycephalus*. The last three, lower right, are the successive stages in the development of the complex patterns. The distances apart of the symbols indicates the relative frequency of linkage, those most loosely linked being farthest apart.

The photographs (upper) have been colored, and the drawings (lower) made by Mr. S. Fred Prince.

#### EXPLANATION OF PLATE

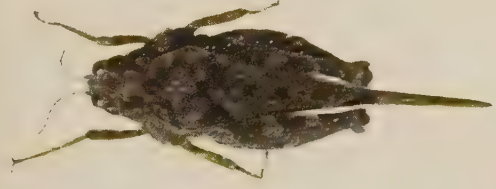


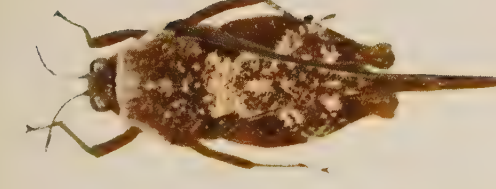
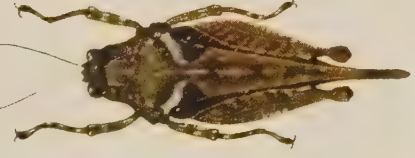
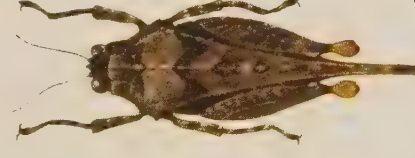

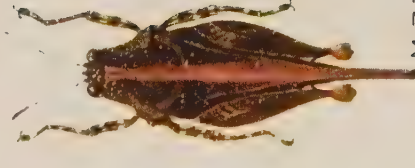
In the upper row are photographs of *Paratettix texanus* Hancock, six of them colored. The first one is also representative of the normal recessive *Apollithix eurycephalus* Hancock (lower). The S/S is a pattern often found in nature. Sm/Sm (formerly called IS IS) is a mutant of S/S. B/B and  $\Phi$  are frequently found in the field. B/B $\Phi$ / $\Phi$  is homozygous for both B and  $\Phi$  each presumably in a different series. B/B $\Phi$ / $\Phi$  is homozygous for both B and  $\Phi$ ,  $\Phi$  being in still a different series B/B $\Phi$ / $\Phi$   $\Phi$ / $\Phi$  is homozygous for all three dominants. All breed true. The first four of the lower row represent respective mutants at different loci in the same series, or on one pair of chromosomes in *A. eurycephalus*. The last three, lower right, are the successive stages in the development of the complex patterns. The distances apart of the symbols indicates the relative frequency of linkage, those most loosely linked being farthest apart. The photographs (upper) have been colored, and the drawings (lower) made by Mr. S. Fred Prince.

<sup>1</sup>) J. B. S. Haldane, Journal of Genetics, Vol. 8, No. 4, after reviewing the author's data (Nabours '14, '17), suggests, possibly with good reason, that instead of being an independently segregating factor,  $\Theta$  crosses over with B and the other members of the multiple allelomorphic group to the extent of about 24 % in the males and 46 % in the females. Nevertheless, the end result with respect to the development of pattern complexes would be the same.

<sup>2</sup>) The normal recessive type in *A. eurycephalus*, represented also by the symbol +/+, is so much like +/+ (old AA) in *P. texanus* that the one figure (Plate, +) will serve at present for both. There are so far eleven factors for color pat-



PARATETTIX TEXANUS HANCOCK (UPPER); ΔROTETTIX EURYCEPHALUS HANCOCK (LOWER).

							<p>(Originally AA) +   +</p> <p>SIS</p> <p>Sm Sm</p> <p>(Originally JSJS)</p>	<p>B B e e φ φ</p> <p>B B φ φ</p> <p>B B e e</p> <p>B B</p>	 <p>M M</p>  <p>Z Z</p>  <p>I I</p>  <p>K K</p>  <p>M M</p>  <p>M M</p>  <p>M M</p>
---	---	---	--	---	---	---	---	---	--

S: Fred Prince, del. et pinxt.



The linkage of M and Z occurs on an average in three gametes out of a hundred by a female heterozygous for these factors. T may be linked with these in about three gametes out of a thousand produced by females carrying M and Z linked on one, and T on the other of the pair of chromosomes. K may then be added to these in about one in a thousand gametes produced by females carrying M, Z and T linked on one, and K on the other of the pair of chromosomes. After M, Z, T and K are once linked, the next generation will bring individuals homozygous for all the factors for these dominant patterns. One is enabled to see by reference to the Diagram of Factor Relations how a large number of true breeding complexes might be developed consisting of two, three, or four elementary patterns. If B, H, M and Y are not allelomorphic, or alternative, about which there is still uncertainty, much greater variety and complexity could be attained.

Individuals with three linked factors for dominant patterns have often been found in nature, and there is no reason to doubt the existence of four or more linked. When once linked the tendency is to remain so, as the farthest apart of any of the factors so far studied, M to G or K, represents an average of less than 10 % of crossing over.

Since the females of *A. eurycephalus* are parthenogenetic (Nabours '19), often laying eggs that hatch without fertilization even when mated, and such offspring are, with rare exceptions, females, and invariably homozygous for all factors carried, a complex form would stand a good chance of perpetuation even without isolation. This would be especially true if the linking of the factors should prove of benefit, a point however, on which there are as yet no data available.

terms of this species in use in the experiments; five, Y, O, R, W and G, in addition to the four here used, having been reported (Nabours '19). Over 450,000 reactions of these factors in breeding show that they are in one series, or on one pair of chromosomes, and are in relation to each other as shown by the following Diagram of Factor Relations, with the distances approximated only.

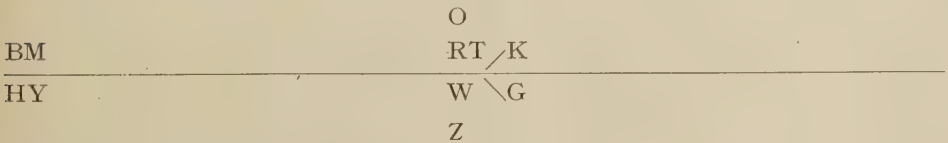


Diagram of Relations of Factors for Color Patterns in *Apotettix eurycephalus* Hancock.

An extended account of the development of this diagram with the data is now ready for publication.



This matter of isolation is very easily managed in the laboratory, but the situation is quite different in the wild state. However, grouse locusts have been recorded as having traveled many miles by flight supplemented by storm (Hancock '02). It is also known that their habitats are rather narrowly limited. Once favorable, thickly inhabited margins of ponds and streams have been completely spoiled and depopulated, by (1) oil, (2) salinity, and more frequently by (3) drouth. These areas, especially those spoiled by drouth, practically always come back. Under such circumstances, it is not difficult to conceive of a female homozygous for a few, or several, factors for elementary patterns and fertilized by a similar male, partly flying and partly driven by storm arriving at an adequately fit habitat which had been freed from her kind by some cause, perhaps, one of those mentioned. Since some of these which are most likely to become homozygous for factors by linkage, *A. eurycephalus*, are also gynogenetically, with rare exceptions, parthenogenetic, at least half the difficulty of such isolation, namely, the necessity of fertilization by a male of similar characteristics, would be obviated.

It would then only be necessary for the original habitats to become, as often happens, untenable for that particular species, and later become habitable again, for the new homozygous complex, itself a new normal or wild type, with its mutants, which do rarely occur, to be redistributed as a new and different kind.

What is suggested here deals only with color patterns which have not yet been critically experimentally determined to be of evolutionary importance. The production of new true breeding color patterns certainly falls far short of breaking through the barrier set up by the Linneon (Lotsy '16), and only by analogy can these facts be applied to the factors of evolution.

---

#### LITERATURE CITED

- BELLAMY, A. W., 1917. Multiple Allelomorphism and Inheritance of Color Patterns in Tettigidea. Jour. of Genetics, Vol. VII, No. 1.  
HANCOCK, J. L. 1902. Tettigidae of North America. Chicago 1902.  
LOTSY, J. P., 1916. Evolution by Means of Hybridization. The Hague.  
NABOURS, R. K., 1917. Studies of Inheritance and Evolution in Orthoptera II and III. Jour. of Genetics, Vol. VII, No. 1.  
NABOURS, R. K., 1919. Parthenogenesis and Crossing over in the Grouse Locust *Apotettix*. Am. Nat. Vol. LIII, Mch., 1919.

## EINE AUFFALLENDE LINSEN-WICKENBASTARDIERUNG

von C. FRUWIRTH

1920 hatte ich über eine abweichende Form berichtet, die unter Linse, *Lens esculenta* Mönch, in Chlumetz in Böhmen aufgetaucht war. In Chlumetz befindet sich auf der Zuchtwirtschaft von Herrn A. von DREGER, woselbst ich als botanischer Berater wirke, ein landwirtschaftlich botanischer Garten. In demselben wurde im Winter 1819/20, in der Ernte eines Linsenbeetes eine abweichende Pflanze gefunden, welche äusserlich vollkommen einer Futterwicke, *Vicia Sativa* L. glich, aber mehr linsenähnliche Samen besass. Die Linsen daselbst waren aus Handelssaat erwachsen, welche ich 1919 von Herrn Direktor REIF von der „Planta“ erhalten hatte. 1920 vererbte die Pflanze rein weiter und in der Nachkommenreihe, die von derselben ausging, findet auch bis heute reine Vererbung statt.

Von dem Direktor der k. Ungarischen Pflanzenzucht Anstalt E. GRABNER hatte ich im gleichen Jahre Samen einer Linsenwicke erhalten über deren Herkunft mir Generaldirektor Prof. LEGANY berichtete, dass er die zwei Ausgangspflanzen dieser Form in einem Linsenbeet gefunden hat. Linse und Wicke waren an der landwirtschaftlichen Akademie zu Magyarovar, woselbst LEGANY damals noch wirkte, nebeneinander in Beeten zu Unterrichtszwecken gebaut worden. LEGANY hat die Vervielfältigung der zwei Pflanzen drei Jahre hindurch fortgeführt und später Auslese vorgenommen die ihm mehrere Formen lieferte. Diese waren äusserlich immer Wicken, unterschieden sich aber in den Samen, die „gerunzelt, glatt, flach, rund, hell und dunkel waren“ <sup>1)</sup>.

Endlich fand ich die auffallende Form im gleichen Jahr auch auf der

---

<sup>1)</sup> Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, VII, 1920, S. 356. Daselbst Brief Legany's vom 2/IV 1920.

Graf PIATTI'schen Zuchtwirtschaft LOOSDORF. Direktor SCHREYVOGEL hatte im Jahr vorher die derselben entsprechenden Pflanzen aus einem Bestand ausgelesen, der aus Handelssaat von Linsen erwachsen war, die aus dem Osten bezogen worden war. Die ausgesäten Samen der Linsenpflanzen hatten ihm wieder Linsen, jene der abweichenden, der fraglichen Linsen-Wicke entsprechenden Samen, wieder Linsen-Wicken gegeben.

Nachschau in der Literatur führte mich auf ein Zitat in Focke „Die Pflanzenmischlinge“ und Dr. O. CRÜGER vermittelte mir später, da das Original <sup>1)</sup> mir nicht zugänglich war, den Text. Danach äusserte sich WIEGMANN wie folgt: S. 14 „Vierundzwanzigster und fünfundzwanzigster Versuch. Gemeine Wicken (*Vicia Sativa* L.) und Linsen (*Ervum Lens* L.) wurden im Frühlinge 1823 unter einander gesaet, und die Saamen beider sorgfältig voneinander gesondert. Im Frühling 1824 wurden die von Farbe fahlen, platten, nicht runden und schwarzen Samen der Wicken wieder ausgesaet, woraus Pflanzen entstanden, welche von der Mutterpflanzen fast nicht zu unterscheiden waren, aber plattgedrückte Saamen von fahler Farbe trugen. Diese im Jahre 1825 ausgesaet, lieferten abermals ähnliche Pflanzen mit ähnlichen Saamen, wovon ich ein blühendes Exemplar, nebst Schote und Saamen, unter No. 2 beilege“ 17). Die unter No. 1 und 2 eingesandten Saamen von den schon im Jahre 1823 aus *Vicia sativa* ♀ und *Ervum lens* ♂ erzeugenen Bastardwicken, haben im Jahre 1826 und 1827 Pflanzen geliefert, deren weissgelbliche, fast platte Saamen mehr Linsen als Wicken ähnlich sehen, und nur etwas rundlicher als im Jahre 1825 geworden sind“ — S. 39 „Auch die fast zu Linsen umgewandelten Wicken haben in der 5. Generation ihre Bastardnatur behalten. . . .“

Nach der ersten zitierten Stelle waren offenbar Linsenwickensamen schon 1823 mit den Linsensamen mitgesaet worden, denn nach den später hier beschriebenen Versuchen kommen Xenien bei dem geschlechtlichen Zusammentritt Linse Wicke nicht vor, sodass eine 1823 erfolgte Bastardierung nicht schon für 1924 Frühjahr hätte abweichende Samen liefern können.

In meiner ersten Mitteilung <sup>2)</sup> hatte ich die Ansicht ausgesprochen dass in dem in Chlumetz beobachteten Fall nicht die Folge einer neu

<sup>1)</sup> F. A. Wiegmann: Ueber die Bastarderzeugung im Pflanzenreich 1828.

<sup>2)</sup> Zeitschrift für Pflanzenzüchtung VII, 1920, S. 356.



eingetretenen Bastardierung von Linse mit Wicke oder umgekehrt vorlag, sondern dass es sich dabei, sowie bei der Linsen-Wicken LEGANY's und der in LOOSDORF beobachteten Form, um Pflanzenformen handelte die in der Population schon als konstante vorhanden waren. Darauf wurde ich dadurch geführt, dass der vermeintliche Bastard nahezu vollkommen einer Wicke glich, in  $F_2$  keinerlei Spaltung sich zeigte und dass weder v. TSCHERMAK noch mir, noch in Chlumetz eine Bastardierung von Wicke mit Linse gelungen war. Eher schien es mir wahrscheinlich dass bei der bei Samen erheblichen Vielförmigkeit von *Vicia Sativa* eine spontane Variation oder eine konstant gewordene Folge einer Bastardierung zwischen Wickenformen untereinander vorlag.

In dieser Ansicht wurde ich dann weiter bestärkt als aus einer Mitteilung VAVILOF's hervorging <sup>1)</sup>, dass man in Russland sowohl Wicken mit linsenförmigen Samen als Linsen mit wickenförmigen Samen kennt und erstere in Linsenbeständen als Unkraut vorkommen.

Immerhin wollte ich, nachdem die künstliche Bastardierung nicht gelungen war, der Sache durch einen anderen Versuch nahetreten. Die Ausserung WIEGMANN's und die wiederholt mir gegenüber mündlich geäußerte Ansicht LEGANY's dass es sich um ein Bastardierungsergebnis handeln müsse konnten nicht übersehen werden. Wie mir Prof. GYARFAS mitteilte <sup>2)</sup>, hatte sich Prof. VON DEGEN auch der Ansicht LEGANY's in der ungarischen landwirtschaftlichen Zeitschrift „Köztelek“ 1921, angeschlossen.

Der Versuch verlief in folgender Weise:

1921 standen Wicken- und Linsenformen in wechselnden Reihen nebeneinander und zwar Hellerlinse, schwarzsamige Linse, Wicke 8 cr und Wicke 83f. Ueber die verwendeten Formen ist das Folgende zu sagen:

Hellerlinse ist eine seit 1918 bei Einschluss geführte Individualauslese aus einer von LOOSDORF erhaltenen Population dieser Sorte. Die Vererbung war eine reine, wenn von der gelegentlich auftretenden schiefergrauen Zeichnung auf dem gründlichblonden Grund abgesehen wird. Wie ich bei einem anderen Formenkreis der Linse durch mehrjährige Ausleseversuchenachgewiesen habe, ist eine derartige Zeichnung

---

<sup>1)</sup> Journal of Genetics XII, 1922, S. 47.

<sup>2)</sup> Brief vom 8/x 1921. Die Zeitschrift war mir nicht zugänglich.

bei einzelnen Linsen nicht rein zur Ausprägung zu bringen, ebenso wenig wie ihr Fehlen <sup>1)</sup>).

Schwarzsamige Linse ist eine bei Selbstbefruchtung geführte Individualauslese, die einer Population entstammt, welche unter dieser Bezeichnung im Botanischen Garten der landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim gebaut wurde. Die Vererbung war ständig eine reine, ohne irgend welche modifikative oder variative Abweichungen in Form und Farbe.

Wicke 83 F ist eine seit 1910 bei Einschluss geführte Individualauslese, die immer violett geblüht hatte und deren Samen ständig auf grünlichem Grund, CC 163 <sup>2)</sup>), feine purpurne Marmorierung, CC 590, zeigten.

Wicke 8 cr stammt von einer 1914 vorgenommenen Bastardierung zwischen 83 F (von IV. b) violette Blüte, Same mit grünlicher Grundfarbe CC 163 und feiner purpurner Marmorierung CC 590 — und 8 (von IV a) — weisse Blüte crème Samen CC 103 D.

Die Form hatte 1917, 18, 19 je nach Einschluss, immer Nachkommenschaften mit weisser Blüte und crème Samen geliefert.

Die Pflanzen standen alle auf einer Abteilung des Zuchtgartens und zwar die Reihen von Hellerlinsen neben jenen der Wicke 8 cr, und die Reihen der schwarzsamigen Linse neben jenen der Wicke 83 F. Da alle Pflanzen natürlich frei abblühen konnten, war die Möglichkeit spontaner Bastardierung aber nicht nur zwischen den Pflanzen der nebeneinander stehenden Reihen, sondern allgemein gegeben.

Von jeder der vier Individualauslesen wurden nun für 1922 zehn Pflanzen zurückgelegt und der Same derselben 1922 Frühjahr, von jeder Pflanze eine für sich stehende Nachkommenschaft, (Reihe) gesät.

I. In den Nachkommenschaften von Hellerlinse waren in fünf von zehn Nachkommenschaften, neben weit überwiegenden normalen Pflanzen, abweichende vorhanden und zwar in:

Nachkommenschaft von Pflanze 1: normal 35, abweichend 3 Pflanzen, genannt I, II, III;

Nachkommenschaft von Pflanze 4: normal 28, abweichend 2 Pflanzen, genannt IV, V;

---

<sup>1)</sup> Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, III, 1915, S. 179.

<sup>2)</sup> CC ist hier und weiter Klincksieck und de Valette code des couleurs, 1908.

Nachkommenschaft von Pflanze 7: normal 32, abweichend 2 Pflanzen, genannt VI, VII;

Nachkommenschaft von Pflanze 8: normal 24, abweichend 2 Pflanzen, genannt VIII, IX;

Nachkommenschaft von Pflanze 10: normal 20, abweichend 2 Pflanzen, genannt X, XI.

Die als abweichend bezeichneten Pflanzen waren ganz auffallend abweichend, es waren Pflanzen welche ohne weiters als solche von *Vicia sativa* L. angesehen werden konnten und sich von den in Mitteleuropa allgemeiner gebauten Formen dieser Art nur durch die flacheren, etwas mehr linsenähnlichen Samen unterschieden.

Die Nachkommenschaft der Mehrzahl der erwähnten abweichenden Pflanzen die 1922 in Gazebeuteln abgeblüht hatten, wurde 1923 in Reihen gesät und in jeder derselben wurden Pflanzen durch Einschluss zur Selbstbefruchtung gezwungen. Das Verhalten der Nachkommenchaften 1923 ist in der folgenden Tabelle, zugleich mit jenem der zwei reinen Wickenformen, die bei Einschluss weiter geführt worden waren, niedergelegt. (Siehe S. 486. Tabelle A.)

Die Blütenfarbe bei den Nachkommenschaften der abweichenden Pflanzen, die in der Tabelle als dunkler angegeben ist, unterscheidet sich von der Blütenfarbe der Wicke 83 f deutlicher. Die Pflanzen der Nachkommenschaften I—X haben Fahnen mit der Farbe No. 526 CC und Flügel mit der Farbe 552 CC, während bei Wicke 83 f die Fahnenfarbe 536, die Flügelfarbe 551 entspricht.

Alle Pflanzen der Nachkommenschaften I—X hatten, sowie normale Wickenpflanzen, die Eigentümlichkeit, dass die erstentwickelte Achse im Wachstum zurückbleibt und von Achsen zweiter Ordnung überholt wird, eine Erscheinung die sich bei Linsen nicht findet.

Die Samen der Nachkommenschaften I—X entsprechen äusserlich, von Farbe und auch Form abgesehen, mehr jenen einer Wickenform. Ihre Farbe ist grau-grün, CC 167, ihre Form erinnert zwar oberflächlich an jene von Linsensamen, aber der scharfe Rand solcher findet sich bei ihnen nur an der, dem Nabel entgegengesetzten Seite und wird gegen die Samenschwiele (*Spermatyrium*) zu immer breiter. Die einzelnen Nummern I—X unterscheiden sich unter einander in Grösse und Gewicht der Samen, aber die Unterschiede sind nicht grösser als die Unterschiede in der Nachkommenschaft einer Wickenpflanze. Die Länge des Nabels entspricht mehr der Nabellänge bei Wicke. Auch die



TABELLE A  
IN HELLERLINSE 1922 AUFGETAUCHTE ABWEICHENDE PFLANZEN

	In Pfl. 1		In Pfl. 4		In Pfl. 7		In Pfl. 8		In Pfl. 10	Wicken	
	I	II	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	8 cr.	83 f.
Blühen:	16/6	16/6	17/6	2/7	30/6	16/6	16/6	30/6	16/6	20/7	20/7
Blühfarbe:	dunkelv.	dunkelv.	dunkelv.	dunkelv.	dunkelv.	dunkelv.	dunkelv.	dunkelv.	dunkelv.	weiss	lichter- violett.
Samen lang: . . . .	5.2	6	5.7	5.8	6.1	6.2	7	6.3	6.3	4.6	4.8
breit: . . . .	5.1	5.5	5.4	5.7	6.	6.	6.6	6.	6.1	4.5	4.3
hoch: . . . .	2.6	2.9	2.8	2.7	3.1	2.7	3.	3.	3.3	4.	4.1
Samenfarbe	graugrün	graugrün	graugrün	graugrün	kräftiger graugrün	graugrün	graugrün	graugrün	graugrün	crème	grünlich, purpurn marmorirt
C.C. no.	167	167	167	167	198	167	167	167	167	103 C	179
100 Samen wiegen	5.68	7.1	6.60	6.56	6.55	6.0	7.1	6.44	6.68	5.6	6.6
	9 Stück kleiner- 2 grös- sersamig			mit schmä- leren Blätt- chen	4 Pfl. mit schmäle- ren Blätt- chen, 11 normalb.					5.5—6.1	5.9—7

TABELLE B

Form I—X Nabellänge m.m.	2 u darüber	Wicke 8 cr 2	Wicke 83 f 2	Hellerlinse 1.8	schwarze Linse 1
Nabelfarbe	hellbraunlich un- merklich dunkler wie der Grund	fast weiss, lichter wie der Grund	grau-grün lichter wie der Grund	licht gelb, lichter wie der Grund	braun, lichter wie der Grund
Spermotylum					
Form	Zweihöckerig	Zweihöckerig	Zweihöckerig	Zweihöckerig	Zweihöckerig
Farbe gegenüber Grund	etwas dunkler	dunkler	erheblich dunkler	etwas dunkler	kaum merklich
Keimlappen	grünlich weiss	tiefgelb	tiefgelb	grünlich weiss	grünlich weiss

Samenschwiele (*Spermotylum*) ist jener der Wicke ähnlicher, da die Zweihöckerigkeit derselben ausgeprägter ist.

Eine Gegenüberstellung der Verhältnisse in Tabellenform ergänzt das eben gesagte. (Siehe S. 487. Tabelle B.)

In Wittmack<sup>1)</sup> findet sich ausser der verschiedenen Länge des Nabels als Unterschied zwischen Wicke und Linse angegeben, dass bei ersterer das Würzelchen nicht sichtbar ist, bei Linse mit seiner Spitze etwas vortritt.

Der ungemein schwache Absatz im Umriss, der bei Linse dadurch sichtbar wird, findet sich bei den Formen I — X nicht, dagegen ist der Umriss des Würzelchens sowie bei Wicke, auch bei No. I — X deutlich durch die Samenschale hindurch zu erkennen. Die äussere Gesamterscheinung der Samen von No. I — X entspricht, trotz oberflächlicher Ähnlichkeit mit jenen der Linse, mehr jenen einer Wicke, wenn auch nicht einer solchen mit kugeligen Samen.

Im mikroskopischen Aufbau der Samenschale unterscheiden sich Wicke und Linse, nach den Bildern, die Prof. WEESE angefertigt hat<sup>2)</sup>, nur in den Abmessungen deutlicher. Diese sind bei den Formen I — X jenen der Wicke ähnlicher.

Verschieden von Wicke ist die Färbung der Keimlappen, die jener der Keimlappen der Linse näher steht.

Es wird kaum anderes möglich sein als für das Auftauchen der abweichenden Pflanzen, die in Hellerlinse 1922 erschienen, eine 1921 erfolgte Bastardierung als Ursache anzunehmen, bei der Linse ♀, Wicke und zwar sehr wahrscheinlich 83 f, ♂ war. Das Verhalten der in wechselnden Reihen gebauten Wicken und Linsen bei Selbstbefruchtung ist bekannt, die in Linsennachkommenschaften nach dem Nebeneinanderbau aufgetauchten wickenähnlichen Pflanzen blühten unter Einschluss ab und alle Pflanzen der Jahre 1921—23 wuchsen zuchtgartenmässig heran.

Es wird damit auch die Ansicht Legany's, dass es sich bei den von ihm aufgefundenen Linsen-Wicken auch um ein Bastardierungsergebnis handelte, äusserst wahrscheinlich, wenn auch damals über das Verhalten der nebeneinander gebaut gewesenen Linsen und Wicken nichts be-

<sup>1)</sup> Landwirtschaftliche Samenkunde, 1922, S. 376.

<sup>2)</sup> Zeitschrift für Pflanzenzücht., III, 1915, S. 179 Siehe auch: Tschirch u. Oesterle Anatomischer Atlas, 1895, Taf. 48, 49.



kannt war, ein zuchtgartenmässiger Anbau nicht erfolgte und ein Einschluss der aufgetauchten Pflanzen nicht vorgenommen wurde. Das was die spontane Bastardierung auffallend macht, ist dass in  $F_1$  eine Einwirkung der Linse nur bei Samenform und Farbe sich bemerkbar macht, ohne dass aber etwa Eigenschaften der Linse wären übertragen worden, dass die Gesamterscheinung der Wicke erhalten bleibt und dass in  $F_2$ , die in  $F_1$  erhaltene Form rein, ohne Spaltung oder mit nur ganz nebensächlicher solcher, erhalten bleibt.

Von dem beim Nebeneinanderbau verwendeten Wickenformen unterscheidet sich der Bastard durch Farbe und Form des Samens, sowie Farbe der Keimlappen, die Blütenfarbe und das frühere Blühen.

Von den beiden Linsenformen unterscheidet Alles und es erinnert nur die Farbe und Form der Samen, aber ganz entfernt, die Farbe der Keimlappen mehr, an die Samen der Hellerlinse.

Von der in Chlumetz aufgefundenen Linsen Wicke, sowie von den mir zur Verfügung gestellten drei Legany'schen Formen unterscheiden sich die hier besprochenen Bastardpflanzen nur wenig. Diese Formen wurden seit 1920 weitergebaut und zwar immer derart, dass nur von eingeschlossen gewesenen Pflanzen Samen zum Weiterbau verwendet wurde. Sie blieben bis heute äusserlich ganz gleich den hier besprochenen Bastarden, blühten früher als Wicke und Linse, hatten dunklere Blüten als Wicke 83f und liessen die Hauptachse in der Entwicklung zurückbleiben. Unterschiede finden sich bei den Samen, wenn auch bei oberflächlicher Betrachtung auch diese als gleich oder doch sehr ähnlich den Samen der Bastarde I — X angesehen werden können. Die Unterschiede bringt die folgende Tabelle nach Erhebungen bei Pflanzen die 1923 gebaut waren. (Siehe S. 490. Tabelle C.)

Die Farbstufen reihen sich alle in C. C. orangé jaune ein und stehen sich einerseits 183, 198, 179 und 197, andererseits 162 und 167 besonders nahe. Dass überhaupt Unterschiede vorkommen, obwohl ich diese Formen jetzt alle als Linsen-Wicken Bastarde ansehe, ist wohl darauf zurückzuführen, dass verschiedene Wickenformen und verschiedene Linsenformen zusammentraten. Das genaue Aussehen und Verhalten dieser Formen bei Selbstbefruchtung ist nur bei der hier besprochenen Bastardierung bekannt.

Ueber die landwirtschaftliche Bedeutung der neuen Form ist zu sagen, dass sie auf gebundenen Böden weit besser als Linse gedeiht, ertragreicher als diese ist, ihre Samen aber nicht so gut schmecken wie Linsen-

TABELLE C.

	Linsen-Wicken I—X,	Chlumetzer L. W.,	Legany's L. W. a.	Legany's L. W. b.	Legany's L. W. c.
Samenfarbe	CC 167—198	197	162	183	179
Samenlänge	5.2 7	5.5	5.6	5.5	5.8
Samenbreite	5.1 6.6	5.1	5.4	5.4	5.1
Samenhöhe	2.6 3.3	2.8	3.8	3.2	2.8
100 Korngewicht	5.68 7.1	4.36	8'36	6.40	5.26
Form	bauchig, Rand an der vom Nabel abgewendeten Seite scharf, Umriss annähernd kreisförmig	stark gedrückt, Rand nicht scharf, Umriss kreisrund	sehr bauchig, Rand nicht scharf, Umriss gegen kreisrund	bauchig, Rand nicht scharf, Umriss gegen kreisrund	sehr stark gedrückt, Rand wie bei I—X, Umriss sehr unregelmässig kreisrund.
Spermotylum	etwas dunkler	etwas dunkler	etwas dunkler	etwas dunkler	etwas dunkler
Nabel	lichtbraun, nur etwas dunkler als Grund	wie I—X	wie I—X	wie I—X	kräftig dunkler als der Grund
Keimlappen	grünlichweiss	gelb	grünlichweiss	gelb	grünlichweiss

samen, sondern die leichte Bittere der Samen der Wicken aufweisen.

II. In schwarzer Linse fanden sich in drei der zehn Nachkommenschaften 1922, neben normalen Pflanzen, abweichende und zwar in:

Nachkommenschaft von Pflanze 3: normal 29, abweichend 2, genannt 1,2;

Nachkommenschaft von Pflanze 3: normal 25, abweichend 1, genannt 3.

Nachkommenschaft von Pflanze 8: normal 30, abweichend 2, genannt 4,5.

Die unter den schwarzen Linsen als abweichend bezeichneten Pflanzen erschienen äusserlich als normale Linsenpflanzen. Beim Entkörnen der einzelnen Pflanzen ergab sich erst das Abweichende. Die Samen waren grösser als jene der schwarzen Linse und an Stelle der vollen Schwarzfärbung zeigte sich auf dem dunkelerbsgelben Grund eine schiefergraue Zeichnung, die bei einzelnen Samen verstärkt ist. Das Verhalten der Nachkommenschaften dieser abweichenden Pflanzen im Jahre 1923 zeigt die folgende Tabelle. (Siehe S. 492 und 493. Tabelle D.)

1922 war bei den abweichenden Pflanzen ein Einschluss nicht gegeben worden, da die Abweichungen eben erst nach der Ernte erkannt werden konnten. 1923 waren mehrere Pflanzen in jeder Nachkommenschaft eingeschlossen worden, und es wird so möglich sein für einige der Farbstufen, die nun auftraten, selbstbefruchtete Pflanzen zur Aussaat zu verwenden. Die Verfolgung der Verhältnisse der fraglichen Linsen kommt an dieser Stelle nicht in Betracht, da es sich nur um die auffallende Erscheinung von wickenähnlichen Pflanzen in Nachkommenschaften von Linsen nach Nebeneinanderbau von Wicken und Linsen, handelt, Soweit sich das Verhalten jetzt schon überblicken lässt, liegt bei den abweichenden Linsen offenbar eine spontane Bastardierung der beiden Linsenformen untereinander vor, die beim Nebeneinanderbau 1921 erfolgte. Das freie Abblühen 1922 kann weitere Bastardierung zugelassen haben.

III. In Wicke 83 f und in Wicke 8 cr waren keinerlei abweichende Pflanzen zu beobachten. Je zehn Pflanzen derselben lieferten 1922 nur den beiden Formen entsprechende normale Pflanzen. Die obenerwähnte Erfolglosigkeit, durch künstliche Bastardierung zwischen Wicke und Linse den unter I besprochenen Bastard zu erhalten, ist durch den Um-



TABELLE D  
IN SCHWARZER LINSE 1922 AUFGETAUCHTE ABWEICHENDE PFLANZEN

Blüten	In Pflanze 3		In Pflanze 6		In Pflanze 8		Linsen	
	1 28/6	2 30/6	3 2/7		4 30/6	5 28/6	schwarze 10/7	Heller 30/6
Blüthfarbe	wie schwarze Linse	wie schwarze Linse	wie schwarze Linse		wie schwarze Linse	wie schwarze Linse	normal	normal
Samen								
grau braun ungezeichnet C.C. 162 <sup>1)</sup>	breit: hoch: 100 kornge- wicht					5.1 2.2 4.2 } 3		
grau braun schiefergrau ge- zeichnet C.C. 162	breit: hoch: 100 kornge- wicht	4.3 2.2 } 1 3.4	4.3 2.3 } 2 3.65	4 1.8 } 3 3.15	5.1 2.2 } 5 4.2			
gelbbraun ungezeichnet C.C. 132	breit: hoch: 100 kornge- wicht	5.1 2.2 } 3 <sup>2)</sup> 4			5.8 2.3 } 2 4.6			
grün-braun mit verstärkter Zeichnung C.C. 162	breit: hoch: 100 kornge- wicht				4.8 2.4 } 2 3.45			

grau-braun mit noch mehr verstärker Zeichnung C.C. 162	breit:	4.2—5	5.3	4.5 5.2	5.1	4.2 5.5
	hoch:	2—2.2	2.2	2.1 2.2	2.2	2.0 2.2
	100	2.55—3.7	4.7	3.3 4.05	4.5	2.1 4.45
	kornge- wicht					
Schwarz	breit:	4.5	5.7		4.6	
	hoch:	2.3	2.3		2.3	
	100	3.65	5		3.7	
	kornge- wicht					
grüner Grund schiefergraue Zeichnung C.C. 192	breit:	4.9	4.7			
	hoch:	2.3	2.			
	100	3.60	2.45			
	kornge- wicht					
	breit:				4	6—6.1
	hoch:				2.1	2—2.1
	100				3.1	3
	kornge- wicht					

<sup>1)</sup> C.C. = Nummer der Farbstufe in Klinksieck et de Valette code des couleurs.

<sup>2)</sup> Zahl Pflanzen mit derartigen Samen

stand zu erklären dass bei diesen Versuchen immer die Wicke als ♀ verwendet worden ist. Dies geschah weil die Kastration bei ihr weit leichter durchzuführen ist. Offenbar ist nun aber Wicke der Fremdbefruchtung weniger geneigt wie Linse. Für die Bastardierung von Wickenformen miteinander ist dies von mir durch Versuche nachgewiesen <sup>1)</sup>, von TEDIN durch Beobachtungen bestätigt worden <sup>2)</sup>.

Patrokline Bastarde, die konstant oder fast konstant sind, kennt man einige. So bei Pflanzen den Bastard von *Fragaria virginica* × *F. elatior* (Millardet <sup>3)</sup>, Solms Laubach <sup>4)</sup>, den Bastard *Oenothera biennis* × *O. muricata* und den reciproken (Renner) <sup>5)</sup>, den Bastard *Tripsacum dactyloides* L. × *Euchlaena mexicana* Schrad (Collins and Kempton) <sup>6)</sup>, den Bastard *Nicotiana sylvestris* × var. von *N. Tabacum* (Goodspeed and Claussen) <sup>7)</sup> und es sind verschiedene Erklärungen für die vollständige Ausschaltung der Wirkung der ♀ Chromosomen versucht worden.

Im hier mitgeteilten Fall eines patroklinen Bastards ist diese Ausschaltung aber keine vollkommene, sodass an eine gewisse Einwirkung von ♀ auf ♂ Chromosomen gedacht werden kann. Ob die zytologische Untersuchung des Bastardes Aufschlüsse über das Entstehen geben kann, ist eine offene Frage. Die Chromosomenzahl von *Vicia sativa* ist diploid 12, jene von *Lens esculenta* diploid 14 <sup>8)</sup>. Die Chromosomenzahlen sind demnach sehr ähnlich, die eine derselben nur aus dem diploiden Befund ermittelt, also fraglicher, die Aussicht ungepaarte Chromosomen im Bastard zu finden geringer.

Von einigen anderen konstanten Artbastarden (*Veronica*, Lehmann<sup>9)</sup> *Erophila*, Rosen<sup>10)</sup>, *Dianthus*, Wichler<sup>11)</sup>) unterscheidet sich der Linsen-Wicken Bastard dadurch, dass die konstante Form schon in F<sub>1</sub> er-

<sup>1)</sup> Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzücht. III 4. Aufl. 1922, S. 136.

<sup>2)</sup> Mitt. d. Deutsch Landw. Ges. 1907, S. 97.

<sup>3)</sup> Mem. soc. scient. phys. et nat. Bordeaux 1894.

<sup>4)</sup> Bot. Z. 65, 1907, S. 45.

<sup>5)</sup> Z. für induktive Abstammungs und Vererbungslehre XVIII, 1917.

<sup>6)</sup> The journal of heredity 1916, S. 106.

<sup>7)</sup> University California, Publ. Bot. 5, 11, 1917.

<sup>8)</sup> Tischler in Linsbauer: Allg. Pflanzenkaryologie.

<sup>9)</sup> Z. für induktive Abstammungs und Vererbungslehre, XIII, 1915, S. 88.

<sup>10)</sup> Beiträge z. Biologie d. Pflanzen X, 1911.

<sup>11)</sup> Z. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, X, 1913, S. 177



scheint und nicht wie die dort beobachteten konstanten Formen, erst in  $F_2$ .

Als Beispiel einer Artbildung, Bildung eines Jordanons nach Lotsy's Bezeichnung <sup>1)</sup>, erscheint die Linsen-Wicke verwendbar. Wird sie benannt, so ist die Verwendung des Namens Legany's bei Ihrer Bezeichnung am Platze, da er zuerst bei den von ihm beobachteten Pflanzen die Ansicht, das es Bastarde seien, aussprach.

Zusammenfassend ist über die Versuche zu sagen:

Ein 1921 erfolgter Nebeneinanderbau in wechselnden Reihen von zwei Formen von *Lens esculenta* Mönch, und zwei Formen von *Vicia sativa* L., welche je reinen Linien entsprechen, ergab im folgenden Jahr 1922 in einer der Linsenformen Pflanzen, welche in äusserer Erscheinung vollkommen an *Vicia sativa* erinnerten.

Diese *Vicia sativa* ähnlichen Pflanzen hatten, abweichend von den beiden Wickenformen, frühere Blühzeit, dunklere Färbung der Blüte und gedrücktere Samen, welche in der Form ganz entfernt an jene der Linsen erinnern, in ihrer Ausbildung sonst den Wickensamen entsprechen.

Die Färbung der Samen, wich von der Färbung der Wicken wie der Linsensamen des Versuches ab, die Farbe der Keimlappen entsprach jener bei Linse.

In der nächsten Generation 1923 erhielt sich die in der ersten, einheitlich gewesenen, Generation erschienene Form bei den Nachkommenschaften von sieben Pflanzen, die unter Einschluss abgeblüht hatten. In einer weiteren Nachkommenschaft wichen einige Pflanzen in durchschnittlicher Samengrösse und durchschnittlichem Samengewicht pro Pflanze von den übrigen derselben Nachkommenschaft ab und in einer anderen Nachkommenschaft hatten einige Pflanzen schmälere Fiederblättchen, die übrigen normale. Auch diese Nachkommenschaften stammten von Pflanzen ab, die eingeschlossen abgeblüht hatten.

Es müssen die fraglichen abweichenden Pflanzen des Jahres 1922 als  $F_2$  Pflanzen einer 1921 erfolgten Bastardierung zwischen Linse als Mutter und Wicke als Vater aufgefasst werden. Auffallend bei diesem Artbastard ist das Fehlen einer Vererbung der Eigenschaften der Linse die als Mutter tätig war, die fast vollständige Gleichheit der einheitli-

---

<sup>1)</sup> Evolution by means of hybridization, 1916, S. 27.

chen  $F_1$  mit Wicke die als Vater wirkte und das vollständige — oder bei zwei Nachkommenschaften fast vollständige — Fehlen einer Spaltung in  $F_2$ . Die Pflanzen entsprechen einem konstanten Artbastard.

Nach dem Erfolg, welchen der beim Einschluss erfolgte ständige Weiterbau einer in Chlumetz beobachteten Linsen-Wicke, sowie jener der von Legany aufgefundenen Linsen-Wicken brachte und dem Ergebnis des hier beschriebenen Versuches, müssen auch diese Formen als konstante Bastarde von Linse mit Wicke angesehen werden.

---

## AKKLIMATISIERUNG UND DEKLIMATISIERUNG

Resultate ornithologischer Untersuchungen in den Jahren 1907—1923

von G. WOLDA

Mit Taf. I und II

### A. TATSÄCHLICH BEOBACHTETES

#### I. *Methode*

Die Beobachtungen fingen an mit 100 Nestkästchen, in einem, etwa 150 ha grossen, waldigen Gelände, „Oranje Nassau's-oord“, am Nordabhang des 40 m hohen „Wageningsche berg“, im Jahre 1909 aufgehängt, und dehnten sich nach und nach, mit Hilfe vieler Mitarbeiter über das ganze Land aus. Auch blieb die Untersuchung nicht auf in Nestkästchen brütende Vögel beschränkt, sondern zog auch die in offenen Nestern, im Freien brütenden Vögel in ihren Kreis. Auf keinem der vielen Versuchsterrains wurden die Vögel besonders geschützt, im Gegenteil versuchten wir die Verhältnisse so natürlich wie möglich zu gestalten, indem wir die Jagdaufseher baten, die Raubvögel zu schonen, in welche Bitte jedoch nur in wenigen Fällen eingewilligt wurde. In erster Linie schien es uns erwünscht, den Verlauf einer Brutperiode bei verschiedenen Arten kennen zu lernen; dazu bediente ich, bei dem alle Beobachtungen schliesslich einliefen, mich der graphischen Darstellung.

Bekanntlich legt ein Vogel, der einmal zu legen angefangen hat, mit nur wenigen Ausnahmen, tagtäglich ein Ei, und zwar — anscheinend — jede Art zu einer bestimmten Stunde.

Gleich nach der Ablegung des letzten Eis fängt das Brutgeschäft, das bei den meisten Singvögeln 13 Tage in Anspruch nimmt, an, und endet



mit dem Ausschlüpfen der Jungen. Bei der wöchentlichen Kontrolle der Gelege und der Jungen lernt man nun alsbald gewisse Kennzeichen beachten, welche eine genaue Schätzung des Alters der ausgeschlüpften Jungen erlauben. Mit Hilfe der Eierzahl der vollständigen Gelege kann das Datum des zuerst abgelegten Eis annähernd genau bestimmt werden.

Aus den eingelaufenen Beobachtungsergebnissen wird nun zunächst für jede Art festgestellt, wie viele Individuen an einem bestimmten Datum mit dem Eierlegen anfangen. Diese Zahl wird eingetragen in eine Graphik (Fig. 1), in welcher jedes vertikale Blöckchen ein Gelege darstellt. So ersehen wir aus der Graphik der Fig. 1, dass von allen Beobachtern in Holland im Jahre 1921 nur einer einen einzigen *Parus major*<sup>1)</sup> in den Nestkästchen angetroffen hat, der schon am 4. April mit der Eiablage anfangt; am 6. April gab es deren 2, am 38. April (d. h. in gewöhnlicher Sprache am 8. Mai) fingen 5 zu legen an, u.s.w. Ungefähr am 48. April sind sämtliche ersten Gelege anwesend, und fangen die Individuen, welche am frühesten abgelegt haben, schon mit ihren zweiten Gelegen an.

Vergleicht man nun das nächste Jahr, 1922 (untere Graphik der Fig. 1), mit dem soeben besprochenen Jahre, so sieht man, dass *Parus major* 1922 13 Tage später mit dem Legen anfangt und 8 Tage später damit aufhört.

Eine Berechnung zeigte, dass die Spitze der Frequenz der ersten Gelege 1922 ungefähr 15 Tage später erreicht wurde als 1921, und auch ohne Berechnung sieht man sofort, dass die Zahl der zweiten Gelege 1922 relativ kleiner ist als 1921.

Ähnliche Graphiken anderer Arten lieferten entsprechende Resultate, d. h. es zeigte sich, dass die *Ablegegewohnheiten in verschiedenen Jahren durch verschiedene Umstände in verschiedener Weise beeinflusst werden*.

Bei der Konsultation der folgenden Figuren ist zu beachten, dass in einigen Graphiken, in welchen grosse Beobachtungsserien verarbeitet sind, zur Bezeichnung eines Geleges halb so hohe Blöckchen verwendet wurden als bei den Graphiken mit weniger Daten.

---

<sup>1)</sup> Die Nomenklatur, sowie die Gruppenbegrenzung ist die, welche in *Genetica* gewöhnlich vorkommt. Die Autoren findet man S. 526.

II. *Das Verhalten der Arten in der Natur*

Aus den Beobachtungen ging alsbald hervor, dass die Vögel jedes Jahr zu ihrem Brutdomizil zurückkehren. Figur 2 (Taf. I unten rechts) illustriert dies für *Parus ater*.

Auch stellte sich heraus, dass die Vögel fast immer eine Heirat fürs Leben schliessen (Fig. 3).

Wir haben oben in dem Kapitel „Methode“ schon gesehen, dass der Tag an welchem eine Art zu legen anfängt, nicht jedes Jahr derselbe ist. Er wird jedes Jahr in der einen oder in der anderen Richtung verschoben und zwar, wie Figur 4 zeigt, bei der einen Art weit mehr als bei der andern.

Diese Verschiebung korrespondiert mit den phänologischen Erscheinungen, d. h. mit den jährlichen Verschiedenheiten in der Erwachung der Natur, wie Figur 5, in welcher einige phänologischen Daten des Herrn Dr. H. Bos festgelegt wurden, zeigt.

Offenbar reagieren die Arten, welche früh zu legen anfangen, stärker auf diese klimatologischen Einflüsse als die, welche später damit anfangen. Figur 6 zeigt dies deutlich. In dieser Figur ist:  $P = \text{Parus}$ ,  $E = \text{Erithacus}$ .

Nicht nur die Zeit in welcher die Gelege gemacht werden, sondern auch die Zahl der Eier in den Gelegen ist alljährlich der Modifikation ausgesetzt, wobei jedoch im Auge zu behalten ist, dass die Gelege von einer und derselben Art innerhalb *einer* Saison eine recht verschiedene Eierzahl enthalten können; *die Eierzahl einer Art hat also nur die Bedeutung eines Mittelwerts*. Da sich bei jeder Art Gelege von einer bestimmten Eierzahl finden, welche das eine Jahr (z. B. 1921) ebenso oft vorkommen wie das andere Jahr (z. B. 1922), so wollen wir die Eierzahl dieser Gelege *die Norm* für die betreffenden Jahre in casu für 1921/22 nennen; es stellte sich diese Norm für *Parus ater* als 9—10 heraus, Fig. 7. (Seite 500).

Es stellte sich also nach und nach heraus, dass nicht — wie man im Jahre 1909, als ich diese Untersuchung anfang, allgemein glaubte — die Brutgewohnheiten aller Individuen einer Art fast genau dieselben sind, sondern dass diese im Gegenteil in jeder Hinsicht, sowohl bei verschiedenen Individuen, wie in verschiedenen Jahren, mehr oder weniger verschieden sind.

Da lag es wohl nahe, die Temperatur für diese Schwankungen verantwortlich zu machen. Ich kam sogar zur Aufstellung einer Formel, wel-





che die Abhängigkeit der Brutgewohnheiten von der Temperatur darstellt, will aber gleich hinzufügen, dass nähere Bekanntschaft mit den Tatsachen von dieser Formel nur das eine übriggelassen hat, dass bei einer Temperatur von  $4^{\circ}\text{C}$ . um 8 Uhr morgens die untersuchten Arten meistens weder mit dem Eierlegen anfangen, noch schon angefangenes Legen fortsetzen können.

Es stellte sich nämlich heraus, dass die Vögel sich in ihren Brutgewohnheiten viel weniger nach der Temperatur, als nach dem Zustande derjenigen Vegetation richten, aus welcher sie ihre eigene Nahrung oder die ihrer Jungen entnehmen.

Und nicht nur in ihren Brutgewohnheiten richten sie sich danach, sondern auch in anderer Hinsicht. So stellte es sich heraus, zumal durch die Untersuchungen des Ing. D. TOLLENAAR, dass der Gesang der Vögel an der niederländischen Küste bedeutend — bisweilen gar 3—4 Wochen — früher anfängt als im Osten des Landes, entsprechend dem milderen Klima an der Küste im Vergleiche zu dem des weiter von der Küste entfernten Landes. Auch waren, entsprechend dem Erwachen der Natur von Süd nach Nord, die Vögel im Süden des Landes immer denen im Norden voraus.

Dieser normale Verlauf der Geschehnisse kann allerdings durch plötzlichen Temperaturfall ernstlich gestört werden, wie Graphik 8 zeigt.

1922 fiel die Temperatur stark am 14. April, und als diese Einwirkung sich am 26. April ausgeglichen hatte, zeigte sich, dass die normale Frequenzkurve in eine zweispitzige verwandelt war <sup>1)</sup>; sollte doch die berechnete Spitze am 19. April liegen.

Jedoch hat, wie die untere Graphik der Fig. 8 zeigt, Temperaturänderung keineswegs immer einen bemerkbaren Einfluss: gab es doch eine starke Temperaturerhöhung am 15. April, welche an der Lage nichts änderte; offenbar gab es damals stark hemmende Faktoren: wahrscheinlich Futtermangel.

Es ist wohl klar, dass die Sache nicht so einfach liegt, dass man sie als eine Funktion der Temperatur betrachten könnte. So verliert z. B. der Verlauf des Brutgeschäfts im Laufe des Sommers seine Empfindlichkeit für Temperaturschwankungen; es gibt offenbar zahlreiche Faktoren, welche die Brut- und sonstige Gewohnheiten der Vögel beeinflussen.

---

<sup>1)</sup> Meiner Ansicht nach sind zwei- und mehr-spitzige Frequenzkurven in der Natur weit häufiger als einspitzige; mathematisch ist das leicht erklärlich.

Unter diesen sind wohl Vegetationseinflüsse die wichtigsten. Vielfach hat sich der Einfluss der Vegetation, aus welcher die Art ihre Jungen futtert, als dominierend herausgestellt. Aus diesem Grunde wurde denn auch den Mitarbeitern ans Herz gelegt, immer anzugeben, welcher Art die Vegetation in der unmittelbaren Nähe des beobachteten Nestes war; denn es ist eben aus dieser unmittelbaren Nähe, dass die meisten kleinen Vögel ihre Brut ernähren. Werden diese gezwungen, die für ihre Jungen benötigte Nahrung aus weiterer Entfernung herbeizuschaffen, so hat das wohl immer den Tod einiger Jungen zur Folge.

Einige Beispiele mögen den Einfluss der Vegetation auf das Brutgeschäft illustrieren. In den Obstgärten von Schellinkhout brütet *Parus coeruleus* bisweilen am frühesten dort, wo unter den Obstbäumen Johannis- und Stachelbeeren wachsen; bekanntlich schlagen diese früher aus als die Obstbäume. Auch die Zahl der Eier in den Gelegen wird bei dieser Art von der Umgebung, und zwar wohl hauptsächlich von der Vegetation beeinflusst. Auf Sandböden nämlich enthielten die Nester im Durchschnitt 9,6, auf schweren Tonböden 10, 6 Eier (Mittel aus je 105 Beobachtungen).

Nicht immer aber ist der Einfluss ein so klarer. Oft ist er nur nach sehr vielen Beobachtungen zu entdecken.

In dem Jahre 1922 war die Zahl der Nachrichten über *Parus major* gross genug um gesonderte Graphiken für Nadelholz, Mischwald und Laubholz zu entwerfen, aus welchen hervorging, (siehe Figur 9), dass die Zahl der zweiten Gelege, der verschiedenen Vegetation entsprechend, 5/10, 4/10 und 3/10 von der Zahl der ersten Gelege war.

Aber auch das stimmt keineswegs immer. So belief sich auf dem sehr grossen Landgute „Hooge Veluwe“ des Dr. A. G. KRÖLLER die Zahl der zweiten Gelege auf fast 8/10 von der der ersten Gelege der gleichen Art, trotzdem dieses hoch gelegene Terrain in dem betreffenden Jahre (1921) sehr von der Trockenheit gelitten hatte. Überdies war diese Zahl der zweiten Gelege weit grösser als auf den benachbarten Geländen: „Woeste Hoeve“, „Spelderholt“, „Ugchelen“, „Lierderbosch“ und „Berg en Bosch“, ja sogar grösser als an Orten, wo die Lage eine sehr günstige war. Wir sind eben noch weit davon entfernt, alle Faktoren, welche das Brutgeschäft beeinflussen, zu kennen.

Wie viele Gelege eine Art absetzt, ist auch einer jährlichen Schwankung unterworfen, und es ist beachtenswert, dass es bei den in Nestkästchen brütenden Vögeln keine Art gibt, die ausnahmslos jedes Jahr zwei

Gelege macht. Bei den meisten Arten gibt es eine grössere oder kleinere Zahl von Individuen, die das eine Jahr nur ein, das andere zwei Gelege machen und dies bringt uns zu der wichtigen Frage der inhärenten Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Art.

### III. Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Art

Ich fand, dass die Zahl der Tage zwischen dem Ausfliegen der ersten Brut und dem Anfang der Ablage des zweiten Geleges, bei den Individuen einer Art wie auch in den verschiedenen Jahren, sehr verschieden ist.

Den augenfälligsten Unterschied zwischen Individuen von derselben Art beobachtete ich aber bei der Amsel, *Turdus merula*.

Vor etwa 50 bis 60 Jahren war *Turdus merula* in Holland noch ganz Zugvogel. Jetzt überwintern Tausende von Individuen im ganzen Lande, d. h. es gibt eine gewisse Anzahl die Standvögel sind, und sich, wie dies in einem grossen Teil Europas der Fall ist, hauptsächlich in der Nähe von Wohnhäusern aufhalten. Man kann also bei der Amsel zwei Gruppen von Individuen unterscheiden: *Hausamseln* d. h. solche, welche Ihre Nester nicht weiter als etwa 100 Schritt von irgend einer Wohnung machen, und *Feldamseln*, welche in Wäldern, auf Wiesen, an Ufern und in den Dünen leben.

In mancherlei Hinsicht weisen diese zwei Gruppen, welche ich bereits seit 1917 unterscheide, Verschiedenheiten auf. So isst die Hausamsel — ausser dem gewöhnlichen Amselmenü, nicht nur Früchte, sondern auch Brot, welches, wie ich durch Versuche nachweisen konnte, von der Feldamsel nicht berührt wird.

Auch fängt die Hausamsel etwa 4 Wochen früher als die Feldamsel zu legen an und hört damit überdies, wie Figur 10 zeigt, 4—6 Wochen später auf, während ihre Gelege im allgemeinen auch grösser sind. Selbstverständlich gehört dazu eine reiche Nahrungsquelle.

In Anbetracht der Tatsache, dass die Anfänge der Brutperiode verschiedener Vogelarten oft nur wenige Tage auseinanderliegen, (Siehe Figur 6), ist dieser beträchtliche Unterschied von 3—4 Wochen und bisweilen noch mehr — ein weit grösserer Unterschied als zwischen den verschiedenen *Arten* der Drosselfamilie vorkommt — gewiss als ein auffallend grosser zu bezeichnen.

Ob die holländische Hausamsel aus der Feldamsel entstanden oder



eine eingewanderte andere geographische Rasse des *Turdus merula* ist, wissen wir nicht, auch nicht ob es wirkliche morphologische Unterschiede zwischen beiden gibt; darauf wird jetzt besonders acht gegeben.

Auch bei einer andern Vogelart, bei *Parus ater*, haben wir konstatieren können, dass es Differenzen gibt in Bezug auf den Zeitpunkt des Anfangs des Brutgeschäftes bei verschiedenen Individuen; allerdings sind diese Unterschiede sehr gering, und ist es schwer zu sagen, ob solche geringen Unterschiede wirkliche Unterschiede oder bloss Modifikationen sind.

Das zeigt Folgendes. (Siehe Fig. 13<sup>a</sup> und 13<sup>c</sup>).

Gewöhnlich fängt *Parus ater* einige Tage später als *P. cristatus* mit dem Brüten an, jedoch ist dies an gewissen Stellen gerade umgekehrt; was um so mehr auffällt, da beide Arten ihre Jungen ausschliesslich aus dem Nadelholz futtern. Die Erklärung liegt wahrscheinlich doch in einer differenten Ernährungsweise. *Parus ater* macht gewöhnlich in einem Jahre zwei Gelege, während nur einige Individuen des *P. cristatus* zum zweiten Male Eier absetzen; folglich ist in normalen Jahren die Zahl der Gelege des *Parus ater* immer grösser als die des *P. cristatus*, auf sämtlichen Terrains 1921 z. B. 94 des erstern gegen 65 des letzteren.

Im Jahre 1922 aber — ein für die Vögel im allgemeinen sehr ungünstiges Jahr — hatte die Zahl der Gelege des *P. cristatus* auf denselben Terrains bedeutend zugenommen, (104), die der letztern Art bedeutend abgenommen (50), so dass die erstere mehr als die doppelte Gelegezahl der letzteren Art aufwies. Die wahrscheinlichste Erklärung dieser Veränderung ist wohl diese, dass zwar beide Arten ihre Jungen aus dem Nadelholz ernähren, aber dass *P. cristatus* auf eine bestimmte, in diesem Nadelholz lebende Insektengruppe angewiesen ist, welche in dem, im allgemeinen schlechten Jahre 1922 besonders gedieh. Es ist auch möglich, dass *P. cristatus* sein Domizil leichter verlässt. Auch dieser wichtige Punkt wird näher untersucht.

Nicht nur in der Zeit des Eierabsetzens, sondern auch in der Eierzahl der Gelege existieren Verschiedenheiten zwischen den Individuen einer Art. Zeit und Anzahl sind aber von einander abhängig. So beim Gartenrotschwanz.

In Figur 11 (siehe die Erläuterung), deutet also jedes schwarze Quadrätchen durch seinen Platz nicht allein den Tag an, an welchem ein *Erithacus phoenicurus*-Weibchen mit dem Legen anfang, sonder auch die Zahl der Eier des Geleges. Wir ersehen aus der Graphik, das

es nur eine kurze Periode von 11 Tagen gibt, nämlich vom 33. bis zum 43. April inclusive, in welcher Gelege mit der maximalen Eierzahl abgesetzt werden.

Die Periode in welcher Gelege mit 7 Eiern abgesetzt werden, fängt etwas früher an und endet bedeutend später; sie fängt am 30. April an und endet am 59, dauert demnach 30 Tage.

Je kleiner die Gelege werden, um so früher wird mit dem Absetzen angefangen und um so später damit aufgehört, mit Ausnahme jedoch der ganz kleinen Gelege, die scheinbar ganz unregelmässig abgesetzt werden.

Wenn wir bedenken, dass zwischen den Anfängen der beiden Eiablagen eines Individuums notwendigerweise ein Zeitraum von ungefähr 43 Tagen liegen muss, so ist aus Fig. 11 leicht ersichtlich, dass es bei *Erithacus phoenicurus* Individuen gibt, die nur ein Gelege machen, welches meistens gross ist, andere, die ausser einem grossen Gelege noch ein sehr kleines machen, wieder andere, welche zwei kleine (nivellierte) Gelege absetzen. Dass auf ein kleines Gelege ein grosses folgt ist ausgeschlossen. Eine jede von diesen verschiedenen Ablegegewohnheiten ist auf einen ganz bestimmten Teil des Sommers angewiesen, welcher um so länger ist, je kleiner die Gelege sind.

Ähnliches zeigen — mit einigen geringen Abweichungen, die vorläufig vernachlässigt werden können — alle Arten der Gattungen: *Parus*, *Turdus* Fig. 10, *Sturnus*, und *Fringilla* u.s.w. Fast immer gilt die Regelmässigkeit nur für die grösseren Gelege. So bei *Parus major* Fig. 26 für die Gelege von 15—9 Eiern, bei *P. coeruleus* für diejenigen von 16—9; bei *Sturnus* für solche von 7—4 Eiern, nicht für die kleineren Gelege.

#### IV. Verschiedenheiten zwischen den Arten

Genaue Bearbeitung der vorhandenen Daten hat Folgendes ergeben:

Jede Art brütet zu einer bestimmten Jahreszeit, die eine früh, z. B. im März, die andere spät z. B. im Juni.

Die Reihenfolge in welcher die verschiedenen Arten mit dem Eierlegen anfangen, ist, mit sehr wenigen Ausnahmen, konstant, d. h. also in verschiedenen Jahren die gleiche.

Diese Reihenfolge wird grösstenteils bedingt durch die Vegetation, aus welcher die Art die Nahrung für ihre Jungen bezieht.

Von den Arten, die in Nestkästchen brüten, legen diejenigen zuerst,

welche ihre Jungen aus dem Nadelholz füttern, erst später fangen die an, welche sich die Nahrung aus dem Laubholz holen.

Auch legt, wie wir sahen, jede Art eine bestimmte Anzahl Eier, welche jedoch, der Verschiedenheiten zwischen den Individuen wegen, nur den Wert einer Durchschnittszahl hat.

Wenn besonders günstige Umstände es einer Art erlauben früh mit dem Eierlegen anzufangen, so hört sie meistens auch später damit auf, d. h. günstige Umstände verlängern die Brutperiode (Tollenaar in „Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool“ no. 23. Verh. 2).

Dass besonders günstige Futterverhältnisse eine Art besonders günstig beeinflussen können, haben wir schon in Fig. 13<sup>c</sup>, 1921 und 13<sup>a</sup>, 1922 gesehen. Umgekehrt ist zu erwarten, dass ungünstige Futterverhältnisse einen schlechten Einfluss auf die Art haben müssen. Darauf weist folgender Fall hin:

Im Winter 1921 herrschte unter einer Eulenart (*Strix flammea*) eine auffallend hohe Sterblichkeit, und zwar auf schweren Tonböden, ganz besonders auf solchen, wo Ackerbau betrieben wurde. Der mutmassliche Grund liegt darin, dass in dem täglichen Menü ein bestimmtes Gericht fehlte, welches auf Tonböden einen wichtigeren Bestandteil desselben ausmacht als auf Sandböden.

#### V. Die Arten der Gattung *Parus*

Es existieren auch Unterschiede zwischen den Verjüngungsweisen der verschiedenen Arten. Um dies darzutun, wollen wir hier die einzelnen Verjüngungsweisen näher aufführen.

A. *Parus palustris*. Es gibt jährlich einen Zeitraum von durchschnittlich ungefähr 13 Tagen, in welchem die Art mit dem Eierlegen anfängt.

Zerstörung der ersten Gelege schliesst die Verjüngung für das betreffende Jahr endgültig ab, da nicht, wie bei andern Arten, Ersatz durch neue Gelege folgt. (Fig. 12).

B. *Parus cristatus*. Es gibt bei dieser Art alljährlich einen Zeitraum von 36 Tagen, in welchem die Art mit dem Legen anfängt. Zerstörung der ersten Gelege verursacht ziemlich bald das Absetzen eines neuen Geleges. Diese Art braucht, einschliesslich der 6 Erziehungstage nach dem Ausfliegen, 50 Tage um mit einer Brut ganz fertig zu werden.



Wenn durch ein besonders frühzeitiges Frühjahr die durchschnittliche Periode von 36 Tagen, in welcher die ersten Gelege abgesetzt werden, zu etwa 50 Tagen verlängert wird, machen mehrere Individuen eine zweite Brut. Das geschieht aber nicht oft. *P. cristatus* ist eine Art, die ihre Jungen ausschliesslich aus dem Nadelholz futtert. (Fig. 13a).

C. *Parus coeruleus*. Es gibt immer einige zweite Gelege, aber niemals viele. (Laubholzvogel). (Fig. 13b 1921 en 1922).

D. *Parus major*. Der Zeitraum in welchem die ersten Gelege abgesetzt werden, dauert durchschnittlich 75 Tage. Es braucht die Art, inclusive der 8 Tage, welche der Erziehung der bereits ausgeflogenen Jungen gewidmet sind, 48 Tage um mit einer Brut ganz fertig zu werden. Folglich gibt es immer eine grosse Anzahl zweiter Gelege, niemals aber setzen *alle* Individuen ein zweites Gelege ab (vergl. Fig. 1). Der Vogel futtert seine Jungen sowohl aus dem Nadel-, wie aus dem Laubholz.

E. *Parus ater*. Der Zeitraum, in dem die ersten Gelege abgesetzt werden, dauert durchschnittlich 69 Tage. Es dauert 49 Tage bevor eine Brut vollständig erwachsen ist. Es kommen häufig bei allen Individuen zwei, bisweilen bei einzelnen sogar drei Gelege vor. Jedoch fielen in dem extrem ungünstigen Jahre 1922, sogar bei dieser Art, nicht nur viele zweite, sondern sogar viele erste Gelege aus. Die Art futtert ihre Jungen ausschliesslich aus dem Nadelholz. (Fig. 13c).

#### VI. Die Entsprechung der individuellen Verschiedenheiten innerhalb der Art und der Verschiedenheiten zwischen den Arten einer Gattung

Verglichen wurden bei dieser Untersuchung die individuellen Verschiedenheiten innerhalb der Art *Erithacus phoenicurus* und die Artunterschiede in der Gattung *Parus*.

Die verschiedenen Arten der Gattung *Parus* kommen in einigen Geländen in so geringer Individuenzahl vor, dass es leicht ist, die ersten und zweiten Gelege der Individuen auseinander zu halten.

Figur 14 gibt eine Vorstellung der Verjüngungsweise einiger *Parus*-arten.

Vergleicht man diese Figur mit der Fig. 11, welche die Gelege verschiedener Individuen der Art *Erithacus phoenicurus* registriert, so

zeigt sich, dass zwischen den *Individuen* jener Art ganz ähnliche Verschiedenheiten existieren wie zwischen den *Arten* der Gattung *Parus*.

Überblicken wir noch einmal die in Fig. 14 registrierten Gelege der *Parus*-Arten. :

Bei *P. palustris* gibt es nur erste Gelege; diese werden auf „Oranje Nassau's-oord“ durchschnittlich in einer Periode von 13 Tagen abgesetzt.

Bei *P. coeruleus* gibt es neben einmal brütenden auch zweimal brütende Individuen. Wenn es auch Individuen mit gleich grossen ersten und zweiten Gelegen gibt, so ist, wie die starke Neigung der Verbindungslinien zeigt, (starkes Gelegegefälle) das zweite Gelege doch meistens bedeutend kleiner als das erste.

*P. ater*. Fast alle Individuen machen zwei Gelege, einzelne sogar drei, und alle Gelege sind ungefähr gleich gross. (nivelliert).

Nicht nur bei *Erithacus phoenicurus* gibt es ähnliche Verschiedenheiten zwischen den Individuen innerhalb der Art, sondern man findet sie bei allen Arten, ebenso gut z. B. bei Staren wie bei Finken, nur sind sie bei einer Art viel grösser als bei der anderen, wie z. B. ein Vergleich zwischen *P. coeruleus* und *P. ater* zeigt.

Physiologisch ist demnach *jede Art heterogen*, die eine in starkem Masse (*P. coeruleus*), die andere in sehr geringem Masse (*P. ater* und gewisse Finken). Physiologisch ist auch *jede Gattung heterogen*, ebenfalls die eine in starkem Masse (*Parus*), die andere in geringem Masse (*Turdus*, *Fringilla*).

Also fand ich, sowie für Individuen wie für Arten, eine Korrelation zwischen:

1. der Dauer der Legeperiode
2. dem Anfang „ „ „
3. dem Ende „ „ „ „
4. der Zahl der Eier in den Gelegen
5. der Zahl der Gelege. Und zwar folgende:

*Im allgemeinen fängt die kürzeste Legeperiode am spätesten an, endet am ehesten und enthält die grössten Gelegegefälle, sowie die geringste Zahl zweiter Gelege.*

## VII. Eine zweite Parallele zwischen Individuen und Arten

Wir unterscheiden bei den Vögeln sehr verschiedene Weisen in welchen das Nest gebaut wird.

Das Nest im Nestkästchen hat eine sehr primitive Form. Alle Arten die in Nestkästchen brüten und die den Graphiken der Fig. 8 zu Grunde liegen, bilden also im biologischen Sinne eine Gruppe, die durch einen primitiven Nestbau charakterisiert ist. (siehe S. 513 u. w.).

Fig. 15 ist die Analyse der unteren Graphik der Fig. 8.

Wir ersehen also aus der Graphik, wieviel jede Art zu dem Ganzen beitrug und wann dies geschah.

Die am meisten vorkommenden Arten legen also ihre Eier in der folgenden Reihenfolge ab:

1. <i>Parus cristatus</i>	mit ungefähr	7.00	Eiern im Jahre 1922.
2. „ <i>ater</i>	„ „	8.6	„ „ „ „
3. „ <i>coeruleus</i>	„ „	1031	„ „ „ „
4. „ <i>major</i>	„ „	8.92	„ „ „ „
5. <i>Erithacus phoenicurus</i>	„ „	5.66	„ „ „ „
6. <i>Parus cristatus</i> (zweites Gelege)	„ „	5.	„ „ „ „
7. „ <i>major</i> (zweites Gelege)	„ „	7 à 8	„ „ „ „
8. <i>Muscicapa striata</i>	„ „	4.2	„ „ „ „

Es verhalten sich also diese verschiedenen *Arten* in ungefähr derselben Weise zueinander, wie sich die *Individuen* des *Erithacus phoenicurus* zueinander verhalten. Erst erscheinen die minimalen, sodann die maximalen und zum Schlusse wieder die minimalen Gelege. Wir können dies in folgender Weise ausdrücken:

- a) Die *Legeschüchternheit* des ersten Individuums des *Erithacus phoenicurus* welches mit dem Legen anfängt, und ein kleines Gelege macht, ist eine „konstante“ physiologische Eigenschaft aller Individuen des *Parus cristatus*.
- b) Die *Legeheftigkeit* derjenigen Individuen des *Erithacus phoenicurus*, welche in der Mitte des Frühlings die maximalen Gelege dieser Art machen, ist eine „konstante“ physiologische Eigenschaft aller Individuen des *Parus coeruleus*.
- c) Die *Legemüdigkeit* derjenigen Individuen des *Erithacus phoenicurus*, welche am Ende der Brutperiode dieser Art die kleinen Gelege machen, ist eine „konstante“ physiologische Eigenschaft aller Individuen des *Muscicapa striata*.

In ähnlicher Weise haben alle zwischen diesen Extremen liegenden Arten ihre eigenen „konstanten“ physiologischen Eigenschaften, wo-



bei natürlich im Auge zu behalten ist, dass die Konstanz nicht absolut sein kann, da sie, wie alle Eigenschaften, der Modifikation unterworfen ist.

Selbstverständlich soll nicht vergessen werden, dass die Gruppe der in den Nestkästchen brütenden Vögel keine genetische ist; eine nähere Vergleichung der beiden Graphiken zeigt uns denn auch, dass die Regelmässigkeit in der Fig. 15 nicht so gross ist wie die in der untern Graphik der Fig. 8 (Individuen des Gartenrotschwanzes); zumal wird diese in Fig. 15 durch die zweiten Gelege des *Parus major* gestört. Zu beachten ist auch, dass in der unteren Graphik der Fig. 8 die anfängliche Legeschüchternheit und die schliessliche Legemüdigkeit ihren Ausdruck in der gleichen Eierzahl (5) findet, während in der Fig. 15 die Legeschüchternheit durch die Eierzahl 8, die Legemüdigkeit durch die Eierzahl 4 ausgedrückt wird. Ich erwarte aber, dass sich dies ausgleichen würde, wenn wir nur die nötigen Daten aller beteiligten Singvögel hätten, was noch keineswegs der Fall ist. Da wir also noch nicht über ein genügend grosses statistisches Material verfügen um der wichtigen Frage nähertreten zu können, ob es Arten gibt (und dann welche Arten), die ihre Brutperiode verlängern, d. h. (vergl. S. 511) die akklimatisieren, resp. verkürzen (deklimatisieren), so wollen wir, auf einem, allerdings grossen, Umwege versuchen darin eine Einsicht zu gewinnen, und zwar durch einen Vergleich der bei den verschiedenen Singvögelgruppen vorkommenden Nestformen (S. 513); haben wir doch bis jetzt hauptsächlich Vögel betrachtet, die sehr primitive Nester machen.

## B. THEORETISCHES

### I. Das Brutgeschäft

Wir haben im Vorangehenden gesehen, wie klimatologische- und Vegetationseinflüsse alljährlich die Verschiedenheiten im Brutgeschäft der Individuen innerhalb der Art, sowie diese Verschiedenheiten zwischen den Arten modifizieren.

Daher nehme ich, trotzdem ich sehr wohl weiss dass dies eine Lamarckistische Auffassung ist, deren Berechtigung von den Genetici fast einstimmig verneint wird, Folgendes an:

Dass die Brutperiode einer Art sich sehr allmählich, in gewissen Fällen vielleicht auch plötzlich, erweitern kann. Dieses müsste denn ge-

schehen durch eine geringe Verfrühung des Anfangs und eine starke Verspätung des Endes derselben. Zugleich müsste sich der Unterschied zwischen den grösseren ersten Gelegen und den kleineren zweiten Gelegen allmählich ausgleichen, indem die Eierzahl der zweiten Gelege auf Kosten der Eierzahl der ersten Gelege zunimmt und zwar so lange, bis die Zahl der Eier in beiden Gelegen nahezu die gleiche ist. Dann hat die Brutperiode ihre maximale Länge erreicht, nur *einmal* brütende Individuen sind verschwunden und die grossen Gelege kommen nicht mehr vor.

Anderseits muss angenommen werden-es liegt vorerst kein Grund vor, der uns daran hinderte-dass die Brutperiode einer Art auch sehr allmählich abgekürzt werden kann. Dies müsste denn geschehen durch eine geringe Verspätung des Anfangs und eine starke Verfrühung des Endes derselben. Dazu müsste die Eierzahl der kleinen zweiten Gelege zu Gunsten der ersten, grossen Gelege abnehmen, bis nur noch grosse Gelege übrig bleiben. Die Brutperiode hat dann ihre minimale Länge erreicht, Individuen welche zweimal brüten gibt es nicht mehr, die kleinen Gelege sind verschwunden.

Eine solche Art hat grosse Aussicht auszusterben.

Eine Art, welche in dieser Weise ihre Brutperiode verlängert, *akklimatisiert*, eine welche dieselbe verkürzt, *deklimatisiert*.

Wir finden demnach bei den am meisten akklimatisierten Arten, oder überhaupt bei den am meisten akklimatisierten Gruppen, die *gleichmässigste Verteilung der Geburten* über das ganze Jahr.

Je weniger hingegen eine Lebensform akklimatisiert ist, je intensiver ist ihre Verjüngung und um so mehr zieht sie sich auf eine kurze Periode zurück, welche noch derart günstige Lebensbedingungen bietet, dass sie, der bereits schwachen, Lebensform die Fortpflanzung noch ermöglicht. Dies ist in Holland für die Singvögel gewöhnlich der Monat Mai. Eine akklimatisierende Art kann sich also unter ungünstig werdenden Umständen aufrecht erhalten und unter gleichbleibenden Umständen sich ausdehnen, eine deklimatisierende Art wird, wenn die einzige ihr verbliebene Verjüngungsperiode ungünstig beeinflusst wird, sich nicht aufrecht erhalten können und muss allmählich verschwinden.

Betrachten wir nun noch einmal die Figur 14, so sehen wir, dass jetzt *Parus ater* die am besten akklimatisierte Art der Gattung *Parus* ist; dann folgt *P. major*, dann *P. coeruleus* und schliesslich *P. palustris*.

Über *P. atricapillus* lässt sich zur Zeit nichts Sicheres sagen; sie macht aber zweifellos zweite Bruten.

Gegen diese Auffassung scheint aber der schon besprochene Fall der Amsel zu sprechen, denn bei *Turdus merula* macht die, zweifellos am besten akklimatisierte Individuengruppe — soweit unsere sich erst über nur wenige Jahre erstreckenden Beobachtungen reichen — die grössten Gelege. Sollte sich dies noch weiter bestätigen, so bin ich geneigt anzunehmen, dass die Hausamsel kein Nachkomme der Feldamsel ist, sondern sich dieser später, von auswärts, zugesellt hat.

Da das Brutgeschäft vorwiegend von der Vegetation beeinflusst wird, so muss man, wenn man den Akklimatisierungsgrad zweier Arten vergleichen will, anfangen mit einem Studium der Vegetation, aus welcher sie ihre Nahrung entnehmen. Das ist keineswegs eine leichte Sache, denn jede Art, ja sogar jedes Individuum hat sich wahrscheinlich in einer sehr bestimmten Richtung spezialisiert und besitzt besonderes Geschick in dem Fangen einer bestimmten Beute. Diese Geschicklichkeit ermöglicht es den Eltern, in der kurzen Periode von 14—20 Tagen, ihre Jungen flugfertig zu machen. Die Menge der dazu benötigten Nahrung ist erstaunlich gross; ungünstige Beeinflussung der Nahrungsquantität verursacht denn auch bisweilen ein grosses Absterben der jungen Vögel. Können wir bei den Individuen nur hypothetisch annehmen, dass ihre Geschicklichkeit eine verschiedenartige ist, bei den verschiedenen *Arten* ist dies deutlich nachweisbar; haben sie doch in gleicher Vegetation einen sehr verschiedenen Grad der Akklimatisierung. So [macht *Parus major* viel grössere Gelege als *Erithacus phoenicurus*, auch ist sein Legegefälle weit grösser, und obendrein zeigt Fig. 4, dass er viel empfindlicher gegen klimatologische Einflüsse ist als dieser. Trotzdem macht *P. major* mehr zweite Gelege als *Erithacus phoenicurus*. Die hier besprochene Graphik ist nach meinen eigenen Beobachtungen auf „Oranje-Nassau's Oord“ gemacht, dort fängt die Brutperiode des *Erithacus phoenicurus* am 1. Mai an, während die des *Parus major* in hohem Grade schwankt. Auf andern Terrains wurde Ähnliches beobachtet.

*Es ist eben der Grad der Akklimatisierung für jedes Gebiet eine konstante physiologische Eigenschaft der Art.*



## II. Der Nestbau in Bezug auf die Frage der Akklimatisierung und Deklimatisierung

Es hat sich bei dem Studium der verschiedenen Nestformen gezeigt, dass man im Nestbau der verschiedenen Arten der Singvögel einen allmählichen Fortschritt konstatieren kann. Eingehend habe ich das in meiner, schon früher zitierten, „Ornithologische studies“ auseinandergesetzt, so dass ich mich hier kurz fassen kann. Es hat sich denn gezeigt, dass die Ordnung die mechanischen Schwierigkeiten, welche mit dem Nestbaue verbunden sind, immer besser überwinden lernt. Figur 16 zeigt die verschiedenen Phasen dieses Fortschritts, welche kurz in folgender Weise charakterisiert werden können.:

- Phase I.* Kein Nestbau. Die Eier werden in einer natürlichen Höhlung, entweder in einem Baum oder in der Erde, gelegt. Diese Phase kommt nur bei den *Picidae* vor.
- Phase II.* In einer natürlichen Höhlung wird ein sehr primitives Nest gemacht, das ohne die stützende Wand der Höhlung auseinanderfallen würde. Der Vogel baut öfters noch an dem Neste, nachdem die ersten Eier schon abgelegt sind.
- Phase III.* mit einem ähnlichen Nestbau wie der der Phase II; das Nest kann die stützende Wand der Höhlung noch nicht entbehren. Die Flugöffnung wird jedoch grösser, das Dach der Höhlung kleiner. Allmählich wird die Wandstütze geringer und muss also eine eigene Nestwand gebildet und allmählich verstärkt werden. Das geschieht durch Ineinanderdrehen des Nestmaterials, schliesslich fällt das Dach der Höhlung ganz fort und kommt das Nest in einer einfachen Grube zu liegen, deren Wände es nicht immer mehr von allen Seiten stützen. So entsteht die:
- Phase IV.* Das Nest liegt auf einer wagerechten Stütze, entweder auf dem Boden oder auf einem Aste. Die Nestwand muss jetzt eine kräftige sein, da jede Stütze fortgefallen ist.
- Phase V.* Das Nest wird in einer Astgabel gelegt, also zwischen schiefen oder auch wohl senkrechten Stützästen. Es wird aber nicht weiter an diese Äste befestigt, sondern nur durch Reibung und geringe Bodenstütze an Ort und Stelle gehalten.
- Phase VI.* Entstehung des Flechtwerkes. Durch irgend ein Geflecht wird das Nest an einem oder an mehreren Punkten befestigt.

tigt; auch wird es oft selber durch Bindemittel: Stroh, Kokongespinnst u.s.w. verstärkt.

*Phase VII.* Dem Neste wird ein Dach aufgesetzt, der Vogel bildet seine eigene Höhlung, und hat sich also von der natürlichen Höhlung unabhängig gemacht. Der Bau nimmt viele Tage, bisweilen sogar Wochen, in Anspruch. Auch die Picidae haben sich — sei es in ganz anderer Weise, nämlich durch Ausschacken, — von der natürlichen Höhlung unabhängig gemacht.

Etwa 60—70 Bilder, in meinem Besitze, stellen überdies Übergänge zwischen diesen Phasen dar.

Bisweilen ist eine Phase auf eine Art beschränkt; es kann aber auch vorkommen, dass eine ganze Familie nur eine Phase baut: so bauen die Paridae (ohne *Aegithalos*) nur die Phase II; oder aber eine Familie baut nur einen bestimmten Teil einer Phase, wie die Alaudidae, welche nur das Ende der Phase III baut.

Hingegen kann eine Art mehrere Phasen bauen: so macht *Turdus Merula* Nester, welche zu den Phasen III, IV und V gehören; *Muscicapa striata* die Phasen III und IV und *Sylvia hippolais* die Phasen V und VI.

Wichtig ist meiner Ansicht nach die Tatsache, dass eine bestimmte Gruppe immer nur aufeinander folgende Phasen und deren Übergänge baut, ja es ist sogar keine Art oder Familie bekannt geworden, welche mehrere Phasen baut ohne deren Übergangsstufen.

Das scheint mir darauf hinzudeuten, dass die entworfenen Entwicklungsfolge der Nester in der Tat von den Vertretern der Singvögel in Holland durchgemacht worden ist.

In benachbarten Ländern, auf ältern geologischen Formationen, scheint mir die Entwicklung etwas weiter vorgeschritten zu sein. Die höchste Nestform wird in Holland von *Aegithalos caudatus* gebaut; in Ost-Europa aber macht *Aegithalos pendulinus* eine höhere Nestform, indem es die Flugöffnung seines, an einem einzigen Faden aufgehängten, beutelförmigen Nestes mittels eines langen Halses schützt, so dass das Nest die Form eines Kochkolbens erhält (Fig. 16<sup>a</sup>.) Bisweilen entwickelt sich die Nestform des *Aegithalos caudatus* auch noch etwas weiter, indem der Vogel die Flugöffnung mit einer, absichtlich dazu von aussen angebrachten, kleinen Feder abschliesst; Regel ist das aber nicht.

Ausser durch die Tatsache, dass jede Art oder Familie nie andere, als

Nester aus aufeinanderfolgenden Phasen des angenommenen Entwicklungsganges macht, wird die Hypothese der allmählichen Entwicklung meiner Ansicht nach noch durch eine ganze Reihe morphologischer, physiologischer und biologischer korrelativen Eigentümlichkeiten gestützt, wie REICHENOW's untenstehende Reihenfolge der Familien und Unterfamilien und deren Nestphasen zeigt.

<i>Sittinae</i> . . . . .	Nestphase 2
<i>Certhinae</i> . . . . .	„ 2
<i>Paridae</i> . . . . .	„ 2
<i>Saxicolinae</i> . . . . .	„ 2 und 3
<i>Erithacinae</i> . . . . .	„ 2 und 3
<i>Muscicapidae</i> . . . . .	„ 3 und 4
<i>Alaudidae</i> . . . . .	„ 3 bis 4
<i>Motacillidae</i> . . . . .	„ 3 und 3 bis 4
<i>Turdinae</i> . . . . .	„ 3 bis 4; 4 und 5
<i>Emberizinae</i> . . . . .	„ 4
<i>Pyrhulinae</i> . . . . .	„ 4 und 5
<i>Fringillinae</i> . . . . .	„ 5 und 6
<i>Cisticolinae</i> . . . . .	„ 5 und 5 bis 6
<i>Sylviinae</i> . . . . .	„ 5 bis 6; 6 und 7
<i>Regulus regulus</i> . . . . .	„ 6 bis 7
<i>Troglodytus</i> . . . . .	„ 7
<i>Aegithalos caudatus</i> . . . . .	„ 7

Es sind allerdings in dieser Liste die *Oriolidae*, *Sturnidae*, *Corvidae*, *Laniidae* und *Hirundinidae* fortgelassen, teils aus Gründen ornithologischer Art. Führt man sie ein, so würden zwei Familien — die *Hirundinidae* und die *Oriolidae* — folgendem vermutlichem Entwicklungsverlaufe zum Teile nicht entsprechen, die anderen dessen Intensität übermässig verstärken.

- I. Die durchschnittliche Körperlänge — ohne Schwanz — nimmt von der ersten bis zur vierten Phase von 6 bis auf 9 cm zu und dann wieder bis zu 6 cm ab, wie Graphik 17 zeigt. (Siehe X)
- II. Die relative Schnabellänge und die Entwicklung der Schnabelspitze und des Schnabelrandes nimmt bis zur vierten Phase zu und nimmt dann wieder bis zum unbedeutenden Schnabel des *Aegithalos caudatus* ab.
- III. Die Eier sind ursprünglich weiss mit braunen Flecken; ihre Pigmentierung nimmt allmählich zu. In der 4. und 5. Phase sind sie



blau mit ziemlich grossen Flecken, von da an geht die Grundfarbe wieder auf weiss zurück und finden sich darauf kleine braune Flecken.

- IV. Die Arten der niedrigsten und der höchsten Nestphase singen wenig. Die am kräftigsten singenden Arten gruppieren sich um die mittlere Phase. (Ausnahme: *Troglodytes*)
- V. Ebenfalls in der Mitte ist die sexuelle Dimorphie am ausgesprochensten, am Anfang und am Ende gibt es keinen bedeutenden Unterschied zwischen den Sexen.
- VI. Die der ersten und der letzten Nestphase angehörigen Arten füttern ihre Jungen vorwiegend aus dem Nadelholze, die der mittleren und anliegenden Phasen angehörigen mit Bodeninsekten, Würmer u.s.w. oder mit Samen, die übrigen vorwiegend aus Laubholz, Sträuchern und Schilf.
- VII. Die Entfernung vom Boden, in welcher das Nest gebaut wird, entspricht im grossen und ganzen der Nahrungsquelle.
- VIII. Das Federkleid ist anfänglich locker und luftig, wird nach und nach fester und dichter und endet wieder locker und luftig.
- IX. Auch gehen u. a. die innere Bekleidung der Nester und die Farbe der Vögel im grossen und ganzen mit der Nestform parallel; es würde hier zu weit führen, darauf, sowie auf andere Parallelerscheinungen, tiefer einzugehen.
- X. Die Zahl der Eier in den Gelegen der verschiedenen Nestphasen beläuft anfänglich 10—16, fällt dann bis auf 4 oder 3 in der mittlern Phase und steigt wieder bis auf 10 oder mehr in der letzten Phase.

Mit der Feststellung dieser letzten Tatsache haben wir das Ziel unseres Umweges erreicht, denn die Variation der Eierzahl in den Gelegen der verschiedenen Arten muss, wie wir oben nachwiesen, mit einer Ausdehnung und einer Einschränkung der Brutperiode korrelieren, was in der Tat auch der Fall ist <sup>1)</sup>.

Es wird also die logische Annahme von S. 511, dass die dort skizzierte Bewegung in zwei Richtungen, sowohl nach oben wie nach unten, verlaufen kann, durch die Nestentwicklung und durch die besprochenen mit dieser korrelativen morphologischen, physiologischen und biolo-

<sup>1)</sup> Aus den Beobachtungen von 1923 ergaben sich Graphiken, welche das Zusammengehen der Nestentwicklung mit den Akklimatisierungserscheinungen mehr in Einzelheiten dartun.

gischen Eigentümlichkeiten gestützt, und zwar in dem Sinne, dass die Nestentwicklung regelmässig und ununterbrochen von der niedrigsten bis zur höchsten Phase fortschreitet, während alle anderen Eigentümlichkeiten, nachdem sie, etwa bei der vierten Nestphase, ihr Maximum erreicht haben, nahezu symmetrisch bis zu ihrem Anfangszustande zurückkehren.

Für all diese Erscheinungen gibt es eine Zeit, wo sie auftreten, und eine wo sie verschwinden; vielleicht befinden sich die Arten also entweder in einem Akklimatisierungszustande oder in einem Deklimatisierungszustande. Es scheint in dieser Hinsicht die ganze Ordnung der Singvögel ein organisches Ganzes zu sein, in welchem die Arten die Stellen der Individuen einnehmen, wie in den Graphiken 11, 14, 15 und 26 dargetan ist.

Es mögen noch einige Bemerkungen hinzugefügt werden. Dass es richtig war die Vegetationseinflüsse zu berücksichtigen, geht aus dem gewonnenen Resultate hervor, wonach die physiologischen Änderungen der Ordnung im grossen und ganzen mit den Änderungen in der Vegetation parallel verlaufen.

Dass in Holland die Vögel mit mehreren kleinen Gelegen sich an das Bodenleben gewöhnt haben, ist klar und leicht erklärlich, da der Boden eine reiche Menge Nahrung zu ihrer Verfügung stellt, zumal früh im Jahre, wenn das Leben in Bäumen und Sträuchern noch schlummert. Ursache und Folge sind in diesen Korrelationen nicht zu trennen.

Dass die Vögel mit grossen Gelegen ihre Jungen hauptsächlich aus dem Nadelholz füttern und dann oft nur eine Brut machen deutet darauf hin, dass das Insektenleben hier ebenfalls sowohl intensiv wie von kurzer Dauer sein muss, also, um in unserer Denkrichtung zu bleiben, anscheinend weniger akklimatisiert ist als im Laubholz.

Es brüten demnach in Holland diejenigen Vögel am spätesten, welche ihre Jungen mit erwachsenen, fliegenden Insekten füttern, wie Schwalben und Fliegenfänger. Auch hier sind Ursache und Folge nicht zu trennen.

Nun fragt es sich, was die tiefere Bedeutung der beobachteten Erscheinungen ist. Was soll es heissen, dass die Art bei maximaler Akklimatisierung, die maximale Körperlänge, den kräftigsten Gesang, die am meisten ausgesprochene sexuelle Dimorphie aufweist, die dunkelsten Eier legt? Mir scheint der Grund darin zu liegen, dass das Leben der Gruppen (Arten, Gattungen, Familien u.s.w.) denselben Verlauf hat, wie das des einzelnen Individuums. Es bedeutet dann die Folge: Akklima-

tisierung → Deklimatisierung im Leben der Gruppen dasselbe wie die Phasen: Jugend → Blüte → Alter im Leben des Individuums. Wenn ich nun die Ordnung der Singvögel in diesem Lichte betrachte, d. h. als eine organische Einheit, so muss ich gestehen, dass es scheinbare oder wirkliche Abweichungen gibt; aber eine der genannten Blütezeichen, die sexuelle Dimorphie, welche nach unserer Anschauung den Höhepunkt der fortschreitenden Entwicklung markieren, findet sich auch ausserhalb der Welt der Singvögel bei mehreren Arten gewisser grosser und verbreiteter Gruppen, wie bei den Enten (*Anatidae*), bei den *Phasianidae*, zu welchen unsere Hühner gehören, u.s.w.

Es bleibt noch die Frage zu erörtern, ob die Differenzen welche wir innerhalb der Art beobachteten (vergl. die Fig. 11. 14. 26 und 7) vielleicht blosse Altersunterschiede waren. Dies scheint mir ausgeschlossen, da sie bei andern Arten in weit geringerem oder grösserem Grade vorkommen, ja sogar bisweilen (vergl. *Parus ater* der Fig. 14) fast ganz fehlen können.

Es gibt demnach nur eine zulässige Schlussfolgerung:

*Die Art ist ein heterogenes Individuengemisch, dessen Mitglieder einen sehr verschiedenen Akklimatisierungsgrad erreicht haben und eben dadurch relativ sehr verschiedene Eigenschaften besitzen.* Es zeigen die oben erwähnten Graphiken aber auch, dass die eine Art der Homogenität weit näher kommt als die andere. *Vielleicht sind alle stark heterogenen Arten in der Akklimatisierungsphase, alle stark homogenen in der Deklimatisierungsphase.*

Allerdings begegnen uns hier bei der Ermittlung des Heterogenitätsgrades der Art manche Schwierigkeiten. So fragt sich, ob die Gelege mit 8 Eiern der Fig. 14 eine einzige oder eine doppelte Herkunft haben; sie können nämlich ebenso gut von Individuen herrühren, welche nur mässig akklimatisiert sind, wie von solchen, welche auf dem Wege der Deklimatisierung schon ein bedeutendes Stück zurückgelegt haben.

Es mag vielleicht manchem sonderbar vorkommen, dass es so grosse Diversität innerhalb der Art gibt, jedoch ist dies eine unzweifelhafte Tatsache, welche sich meiner Meinung nach auch ausserhalb der Welt der Singvögel konstatieren lässt.

Schliesslich gibt es doch auch einen, wenn auch geringen, Alterseinfluss. Es lässt sich nämlich nicht leugnen, dass sowohl junge wie alte Individuen grössere Gelege machen, als Individuen von mittlern Alter,



und dass sie überdies mit dem Legen später anfangen und früher aufhören als diese.

Öfters können aber neue Beobachtungen die Entscheidung bringen: so lässt sich aus der Figur 14 allein nicht entnehmen, ob *Parus coerules* noch in der Akklimatisierung begriffen oder aber bereits stark deklimatisiert ist. Infolge anderer Beobachtungen und Erwägungen, welche zu berücksichtigen hier zu weit führen würde, vermute ich, dass sie eine stark deklimatisierte Art ist.

### III. *Tatsachen ausserhalb der Vogelwelt, zur Unterstützung der Hypothese vom symmetrischen Verlauf der Akklimatisierung und Deklimatisierung.*

Eine solche erblicke ich in dem Verlauf der Geburten bei den Menschen, Falls die junge Mutter, wie ich annehme, noch weniger akklimatisiert ist, als die von reiferem Alter, und falls die ältere Mutter am meisten deklimatisiert ist, so muss sich dies in dem Verlauf der Geburten ihrer Kinder zeigen.

Ich untersuchte dazu die Geburtsstatistik der Stadt Amsterdam für die Periode 1. Jan. 1908 bis zum 1. Januar 1922 <sup>1)</sup>, im Zusammenhang mit der für meine Zwecke unentbehrlichen Statistik der Ehen über eine Periode, welche neun Monate früher anfang und endete, also vom 1. April 1907 bis zum 1. April 1921.

Zu beachten war natürlich, dass die abnormalen Kriegsjahre in dieser Periode lagen, so dass ich zunächst untersuchen musste, wie der Geburtsverlauf in normalen Jahren stattfand. Da zeigte sich, dass alljährlich eine gewisse Periodizität in dem Geburtsverlauf auftritt, indem die Krumme der Geburten gewöhnlich vier, bisweilen aber auch nur drei, ziemlich regelmässig verteilte Spitzen zeigt.

Um eine wirklich kontinuierlich verlaufende Geburtslinie zu bekommen müssen die Monatszahlen dermassen korrigiert werden, dass alle Monate gleiche Dauer erhalten; ich brachte dazu alle Monate auf 31 Tage. Es zeigte sich auch, dass in den Kriegsjahren der normale Verlauf der Geburten mehr als einmal plötzlich gestört wurde, und, besonders in den letzten Jahren, aber mit Beibehaltung der Spitzen, zurücklief. Ein sehr starker Rückgang trat neun Monate nach der Influenza-

<sup>1)</sup> Es wurde diese Periode nur deshalb gewählt, weil sich das statistische Material dieser Periode — 179000 Geburten enthaltend — am leichtesten verarbeiten liess.

epidemie des Jahres 1918 ein und dieser hielt mehrere Monate an; es folgte aber ein Februar (d. h. Mai-konzeptions) maximum, das alle früheren und späteren Maxima überschritt.

Falls wir die Influenza-epidemie betrachten als Folge einer provisorischen Deklimatisierung, teilweise durch Nahrungsmangel entstanden, so stimmt dies überein mit der an den Vögeln gewonnenen Erfahrung, dass auch unter ungünstigen Bedingungen Konzentration der Verjüngung im Frühjahr nachweisbar ist. (siehe Figur 1, 1922, und 8, 1922).

Vergleicht man diesen Verlauf der ehelichen Geburten mit dem der ausserehelichen, so verhalten sich beide gleich, sowohl in Bezug auf die jährliche Periodizität, wie auf die Influenza-epidemie mit nachfolgender Wiederherstellung, nur finden alle Erscheinungen etwas später statt, als erfolgten diese Geburten relativ zu spät. (Fig. 21.).

Ein Vergleich der Geburten in Amsterdam und Ägypten, Fig. 18, — wo doch die klimatischen Verhältnisse so verschieden sind — zeigt, wie letztere Graphik dartut, eine so grosse Übereinstimmung in dem Verlauf, dass dieser Erscheinung wohl eine gemeinschaftliche Ursache zu Grunde liegen muss.

Figur 19 zeigt nun, dass die Heiraten in Amsterdam eine rein dreimonatliche, sehr deutliche Periodizität aufweisen, mit den Spitzen im Mai, August, November und Februar, die in dieser Reihenfolge einen allmählichen regelmässigen, aber sehr deutlichen Niedergang zeigen.

Bisher hat man diese Periodizität der Ehen der holländischen Sitte zugeschrieben, besonders in den Monaten Mai und November Wohnungen zu mieten. Damit würden aber nur zwei Spitzen erklärt sein. Wir müssen deswegen nach einem anderen Grund suchen. Zur Befreiung der jährlichen, oben besprochenen, Periodizität von etwaigen Zufälligkeiten, addiere ich die Monate gleichen Namens der 14 jährigen Periode 1908—1922.

Fig. 20 gibt die absoluten Zahlen der Heiraten und Erstgeburten.

Die nächste Figur 21 gibt, prozentiert, erstens die ehelichen, lebendig Geborenen, zweitens die ausserehelichen lebendig Geborenen und drittens die leblos Geborenen an.

Auf den ersten Blick würde man aus der Fig. 20 schliessen, dass die Periodizität der Erstgeburten der der Eheschliessungen entspricht. Das ist jedoch z. T. nur Schein. Die Geburten nehmen dafür gegen Ende des Jahres zu stark zu, so dass im November die Zahl der Geburten sogar die der korrespondierenden Heiraten im Februar mit 400 über-

trifft, während es im Monat Februar 5000 Geburten weniger gibt als Heiraten im Mai. Trotzdem bleibt die Linie der Geburten 4-spitzig, wenn auch die vierte-Spitze undeutlich ist.

Die Linie aller Geburten (Fig. 21) zeigt die Februarspitze (also die Mai-Konzeption) viel deutlicher als die der Erstgeburten, so dass sie viel besser mit der der Heiraten übereinstimmt; es ist demnach die Periodizität der Geburten wenigstens nicht *ausschliesslich* von der der Heiraten abhängig, wie überdies ganz klar aus der Periodizität der ausserehelichen Geburten hervorgeht, bei welcher nur die Augustspitze ungefähr einen Monat später auftritt und die Novemberspitze deutlich ist.

Schliesslich wollen wir noch den Verlauf der Geburten in den einzelnen Provinzen Hollands mit dem Verlauf der Eheschliessungen vergleichen. Bei den Eheschliessungen tritt besonders die Maispitze hervor, und sodann die Novemberspitze, jedoch in den einzelnen Provinzen in sehr ungleichem Masse. In der Provinz Limburg sind sich diese Spitzen sogar bis in die erste Dezimalstelle gleich, überdies liegen sie dort in anderen Monaten, und zwar im April und im Dezember, wie folgende Zusammenstellung zeigt:

(Maximalen Heiraten, in Prozenten von der jährlichen Gesamtzahl).

	„ April	Mai	Nov.	Dez.
Heiraten in Friesland	—	45	7	—
Groningen	—	30	9	—
Gelderland	—	19	11	—
Limburg	15	—	—	15
Nordholland	—	15	9	—
Overijssel	—	20	11	—
Utrecht	—	14	13	—
Südholland	—	15	9	—
Nordbrabant	—	20	8	—
Drenthe	—	26	8	—
Seeland	—	21	9	—
Im Reiche	—	20	10	—

Die Monate sind alle auf 31 Tage reduziert.

Betrachtet man nun den Verlauf der Geburten, so findet man für alle Provinzen ohne Ausnahme dieselbe Krumme, (siehe Figur 22), am bes-



ten charakterisiert durch den Mittelwert für das ganze Reich <sup>1)</sup>. Überall setzt das Steigen nach der Maispitze hin schon 2 Monate vorher ein, und zwar in zwei Tempi, einmal allmählich, das zweite Mal schneller. Mit dem Steigen nach der Dezemberspitze hin geht es, nahezu ohne Ausnahme, in allen Provinzen, ebenfalls so. Die Abnahme der Konzeptionsfrequenz erfolgt in zweimonatlichen Perioden; nach je zwei Monaten tritt entweder ein relatives oder ein absolutes Maximum auf, so dass die Spitzen der Konzeptionsfrequenz 3, 2, 2, 3 und 2 Monate auseinanderliegen. Diese Entfernungen werden wir nachher in Fig. 23 näher kennen lernen.

Der Verlauf der Geburten hat mithin zwei gleichförmige Perioden, eine siebenmonatliche im Frühling, und eine fünfmonatliche im Winter. Die Entfernung zwischen den Spitzen beträgt durchaus nicht 6, sondern 7 Monate. Die aufeinanderfolgenden Geburten liegen also wahrscheinlich im Durchschnitt 19 Monate auseinander.

Alles obige deutet darauf hin, dass klimatologische Einflüsse die wirklichen, unzweifelhaften Ursachen des Verlaufs der Geburten sind. Auch die Linie der leblos Geborenen weist darauf hin, da sie eine ähnliche Periodizität zeigt, wobei die Monate maximaler Geburten zugleich die eines Minimums lebenlos Geborener, und die Monate minimaler Geburten zugleich die eines Maximums Lebenlosen sind.

Wir wollen jetzt den Einfluss des Alters der Mütter studieren, wobei wir uns auf die ehelichen Geburten beschränken, da uns von diesen die meisten Daten zur Verfügung stehen.

Wir wollen sie auf zwei Weisen gruppieren (Fig. 23), erstens nach dem Alter der Mütter und dann nach dem Alter der Väter. Wir sehen nun, dass die Geburtslinie aus Müttern unter 20 Jahren deutlich vier-spitzig ist, aber nicht regelmässig verläuft, da die Spitzen in Entfernungen von 4, 3, 2 und 3 Monaten liegen. Bei Müttern von 20 bis inkl. 24 Jahren ist die Periodizität geringer, fast nur zweispitzig.

Bei Müttern von 25 bis inkl. 29 Jahren ist die Periodizität am schwächsten; trotzdem die Februarspitze noch deutlich ist, sind die Geburten aus diesen Müttern am *gleichmässigsten über das ganze Jahr verteilt*. In den nächsten Gruppen nimmt die Periodizität wieder zu.

Die der Mütter von 40 bis inkl. 44 Jahren zeigt einige Überein-

<sup>1)</sup> Infolge der Graphik auf S. 119 der „Statistiek der Bevolking van Amsterdam tot 1921“ ist der jährliche Verlauf der Erstgeburten kein anderer als der der später Geborenen. Nur trat gleich nach dem Kriege eine merkliche Zunahme von Geburten aus älteren Frauen ein.

stimmung mit der der Mütter von 20 bis inkl. 24 Jahren. Die Periodizität der letzten Gruppe (Mütter von 45—49 Jahren) ist wieder ebenso stark oder gar etwas stärker als die der ersten Gruppe, aber das Spiegelbild derselben, mit Spitzen von 3, 2, 3 und 4 Monaten Entfernung.

Vergleicht man die rechte Hälfte der Figur, so sieht man, dass es die Mütter sind welche die Regelmässigkeit der Periodizität bestimmen; zwar trifft man auch hier eine gewisse Periodizität an, sei es eine weit schwächere, welche wohl nur dadurch bedingt wird, dass ältere Männer im allgemeinen auch ältere Frauen geheiratet haben.

Wir haben also beim Menschen die bei den Vögeln bereits angetroffenen Erscheinungen zurückgefunden. Nach Akklimatisierung folgt Deklimatisierung, und es verlaufen diese Prozesse in mancher Hinsicht symmetrisch. Auch finden wir in der Tat Übereinstimmung zwischen der Entwicklung von der Jugend zur Blüte und weiter zum Altern beim Individuum, und den Prozessen der Akklimatisierung und Deklimatisierung bei den Arten; Übereinstimmung also zwischen dem individuellen Leben und dem Leben der Gruppe.

Bemerkt soll noch werden, dass die Zahl der Geburten bei der ältesten Gruppe der Frauen im November ihr Maximum erreicht (Konzeption im Februar).

Die Februarspitze lässt sich bei den aufeinanderfolgenden Gruppen wie folgt berechnen: 8. Febr.; 20. Febr.; 5. März.; 18. Febr.; 14. Febr.; 18. Febr.; und 9. Febr.; sie verläuft also auch symmetrisch. Ähnliches treffen wir in der Ordnung der Singvögel an, indem das Verschwinden der maximalen Gelege einige Verspätung im Erscheinen der Spitze verursachte und umgekehrt.

Da die Blütezeit einer Vogelgruppe mir u. a. charakterisiert zu werden scheint durch ein Übermass von Männchen, so habe ich das Verhältnis der Geburten von Knaben und Mädchen festgestellt bei Müttern verschiedenen Alters <sup>1)</sup>, und zwar wie folgt:

Bei Müttern unter 20 Jahren				ist das Verhältnis: 1,01			
„	„	von	20 bis inkl. 24 Jahren	„	„	„	1,04
„	„	von	25 „ „ 29	„	„	„	1,06
„	„	von	30 „ „ 34	„	„	„	1,08
„	„	von	35 „ „ 39	„	„	„	1,03
„	„	von	40 „ „ 44	„	„	„	1,03
„	„	von	45 „ „ 49	„	„	„	1,06

<sup>1)</sup> bearbeitet von H. N. KLUYVER.

Hier scheint, mit einigen Ausnahmen, also eine neue Übereinstimmung mit dem Verhalten der Vögel vorzuliegen; aufs Neue finden wir eine Symmetrie auch hier. Ebensowenig wie die Kultur bei den Menschen im Stande gewesen ist, die Periodizität in den Geburten ganz auszugleichen, ebenso wenig ist dies bei schon so lange domestizierten Vögeln wie den Hühnern der Fall.

Ich füge noch eine Graphik hinzu, in welcher die von Herrn G. J. WESTERINK, Direktor der Versuchsstation für Hühnerzucht in Beekbergen, erhaltenen Daten, bezüglich zwölf weisser Leghornhühner während vier Jahre, verarbeitet sind. (Fig. 24).

Wir sehen nun im ersten, sowie im vierten Legejahre die Periodizität — zwei Spitzen — deutlich auftreten, während diese im zweiten und dritten fast verschwunden ist. Die Erscheinung trifft fast bei jedem Einzelindividuum auf. Es ist im Wesen dieselbe Erscheinung, die wir bei den Amsterdamer Müttern schon kennen lernten.

Um diese Erscheinung zu erklären, wollen wir noch folgende Tabellen und Graphiken aufführen. In der Fig. 25 ist die Eierproduktion der vier Legewettkämpfe verzeichnet, welche in den Jahren 1919/20, 20/21, 21/22 und 22/23 auf der obenerwähnten Versuchsstation zu Beekbergen abgehalten wurden.

Die Linien bezeichnen das monatliche Mittel aller sich beteiligenden Individuen. Bei diesen heterogenen Massen sehen wir jedes Jahr die Senkung um Juni/Juli mehr oder weniger deutlich eintreten.

Diese Senkung schliesslich finden wir bei den zweimal ablegenden Vögel wieder, bei einer Art merklich deutlicher als bei der anderen. Als Beispiel geben wir sie bei der Kohlmeise (*Parus major*) in Fig. 26, welche aus mehr als 600 Daten zahlreicher Terrains in Holland zusammengestellt wurde. Deutlich sehen wir, dass diese Art um Ende April ihr erstes und um Juni ihr zweites Gelege macht. In der Zwischenperiode ist der Vogelorganismus offenbar auf das Bebrüten der Eier und die Ernährung der Jungen eingestellt. Wird der normale Verlauf der Brutfunktionen durch Zerstörung des ersten Geleges unterbrochen, so kann dieser Verlauf oft Änderungen erfahren. Statt zu brüten und zu füttern fängt das Individuen aufs neue zu legen an, jedoch ist die Eierzahl im allgemeinen klein, kleiner sowohl als die des ersten, wie als die des zweiten Geleges.

Die früher festgestellten Senkungen in den Geburten in Holland (resp. in Amsterdam) oder in der Eierproduktion der weissen Leghorns haben



keine andere Ursache, als die der oben besprochenen Eierproduktion des *Parus major*. Sie treten ein in der Periode, welche gewöhnlich durch die Inkubation, Ernährung und Versorgung des jungen Individuums eingenommen wird. Dasz diese Perioden bei Müttern und ebenso bei Hühnern verschiedenen Alters nicht völlig gleich sind, ist also eine wichtige Erscheinung, ebenso wie die Symmetrie, welche sich dabei feststellen lässt.

Wageningen, Febr. 1924

---

## AUTOREN UND NAMEN

Parus cristatus (L.)	Haubenmeise	Mésange huppée	Crested Titmouse
" ater (L.)	Tannenmeise	Petite charbonnière	Coletitmouse
" communis (Baldenst)	Nonnenmeise	Nonnette	Marsh Titmouse
" major (L.)	Kohlmeise	Charbonnière	Great Titmouse
" coeruleus (L.)	Blaumeise	Mésange bleu	Bleu Titmouse
Erithacus phoenicurus (L.)	Gartenrotschwanz	Rouge queue	Redstart
Muscicapa striata (Pall.)	Grauer Fliegenschnäpper	Gobe-mouches grise	Common Flycatcher
Sturnus vulgaris (L.)	Star	Etourneau	Starling
Turdus merula (L.)	Amsel	Merle	Blackbird
" philomelus (L.)	Singdrossel	Grive musicienne	Song Trush
Fringilla coelebs (L.)	Edelfink	Pinson	Chaffinch
Aegithalos caudatus (L.)	Schwanzmeise	Mésange à longue queue	Long-tailed Titmouse
" pendulinus (L.)	Beutelmeise	—	—
Jynx torquilla (Linn.)	Wendehals	Torcol	Wryneck
{ Strix flammea (Linn.) }			
{ Pyto alba (Brehm) }	Schleierkauz	Chouette effrayé	Barn-Owl
Sylvia hippolais (L.)	Garten-Grasmücke,	Fauvette des jardins.	Garden Warbler.

an welcher Roszkastanie (*Aesculus*  
 kultete und der Apfelbaum zu blühen anfang.

Variabilität des Zeitpunkts der Gelege während der Jahre  
 1912-1922 bei zwei Arten:

Kohlmeise  
*Turdus major*.

und Gartenrotschwanz  
*Erithacus phoeniceus*.

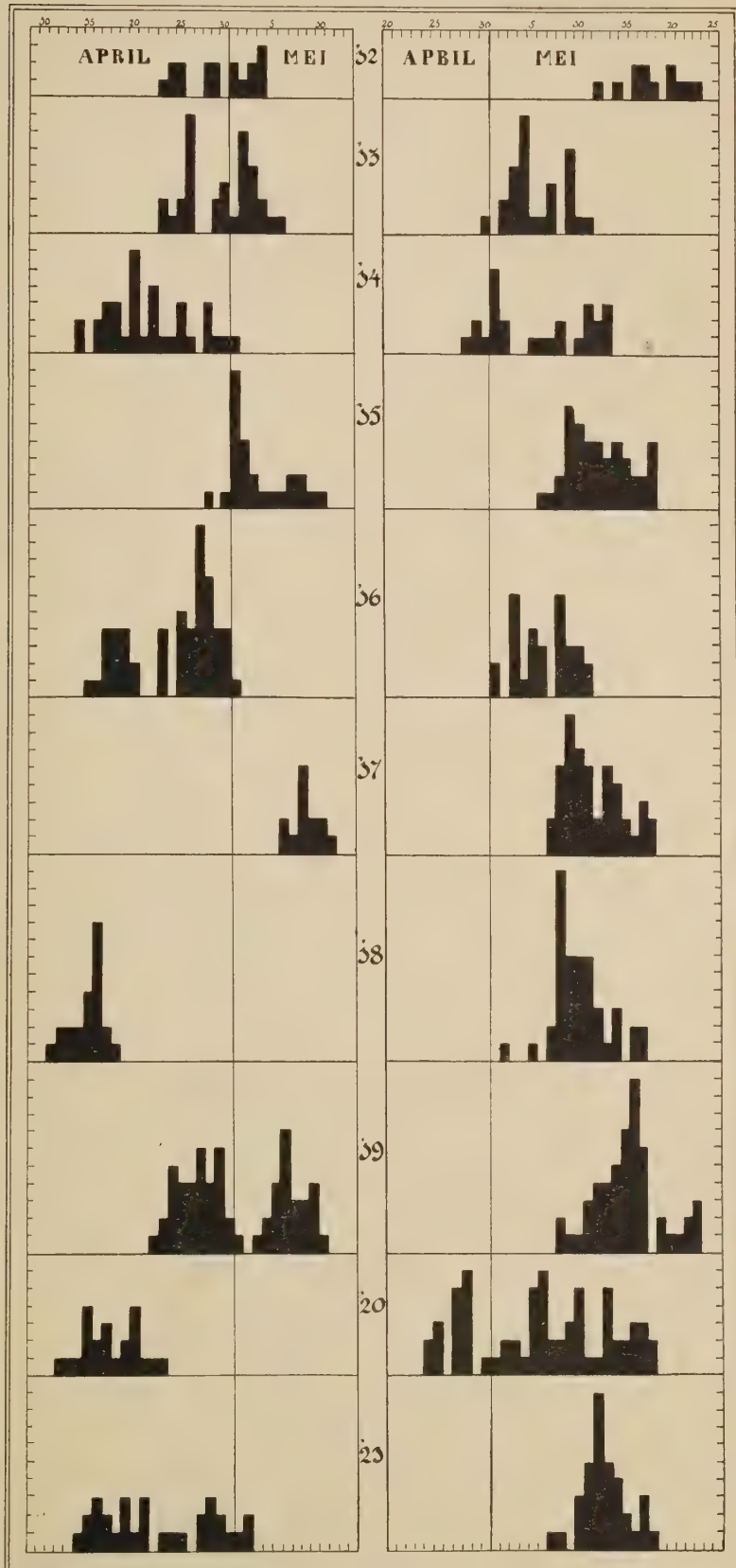


Fig. 4.







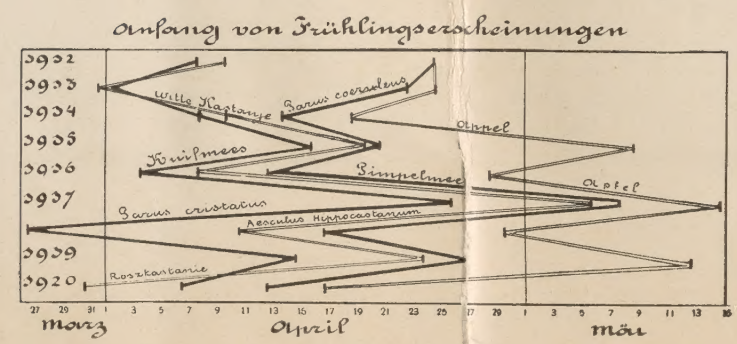
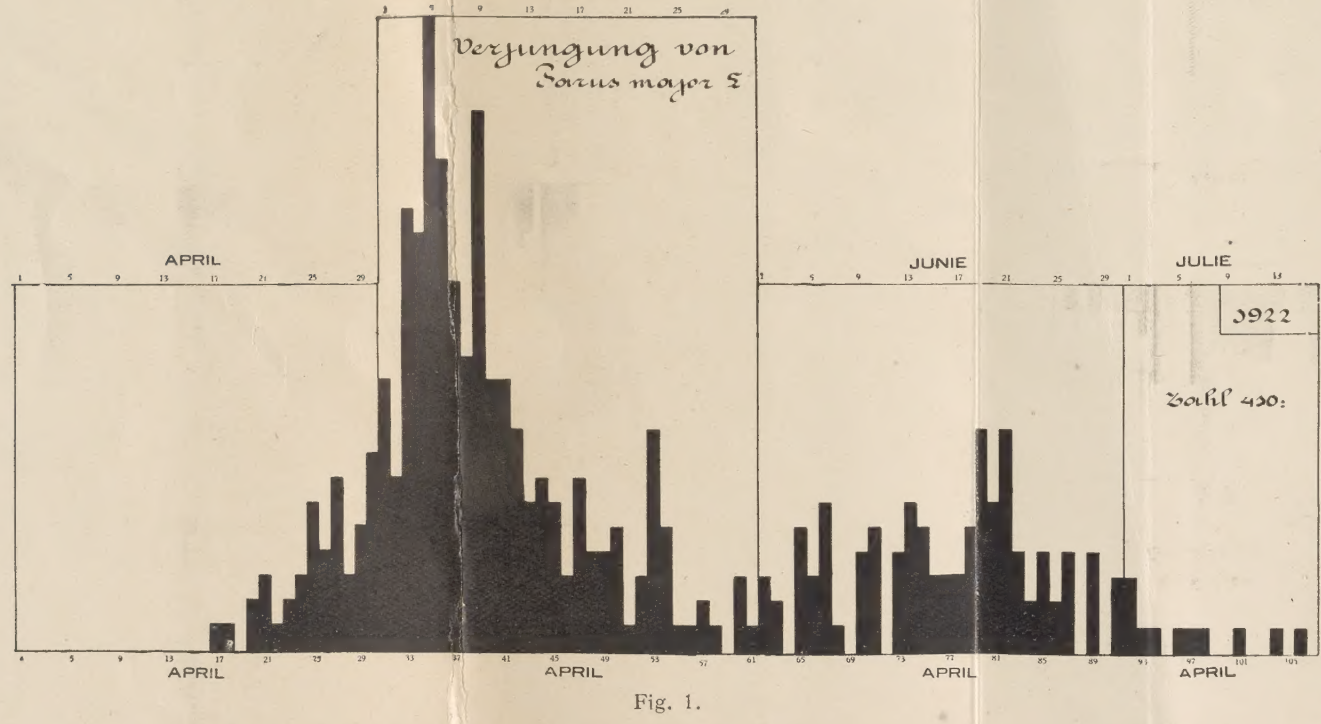
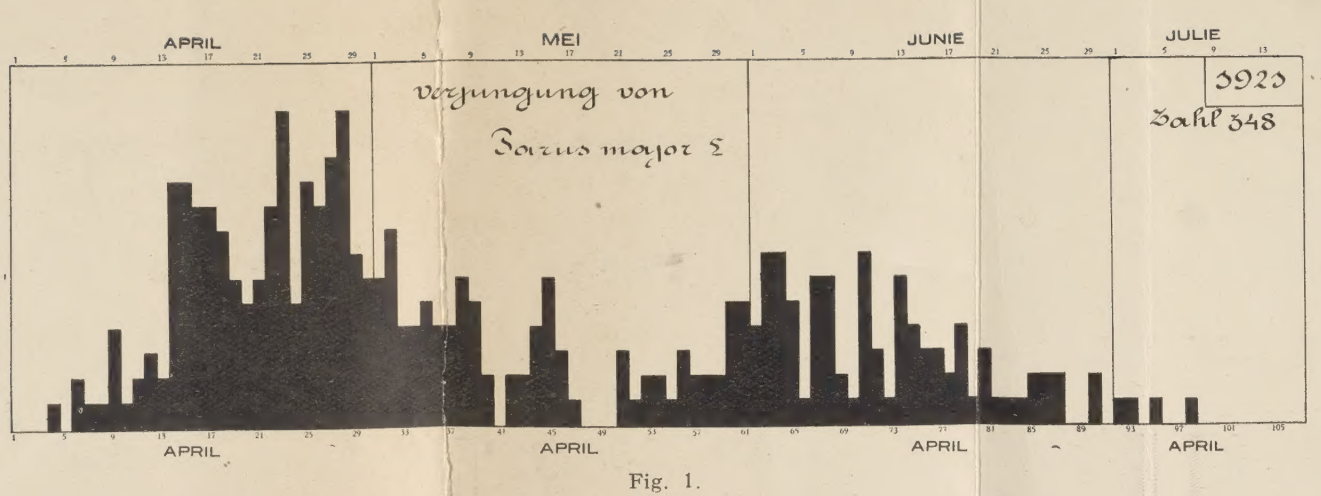


Fig. 5. Bewegung des Datums, an welchem, während der Jahre 1912-1920 die Haubenmeise (Parus cristatus) und die Blaumeise (P. caeruleus) zu legen anfang. Diese Bewegung ist durch die dicken einfachen Linien bezeichnet. Die dünne Doppel-Linie bezeichnen die Bewegung des Datums, an welchem die Roskastanie (Aesculus hippocastanum) sich entfaltet und der Apfelbaum zu blühen anfang.

Variabilität des Zeitpunktes der Gelege während der Jahre 1922-1922 bei zwei Arten: Kohlmeise Sorex major und Gartenrotschwanz Erithacus phoeniceus.

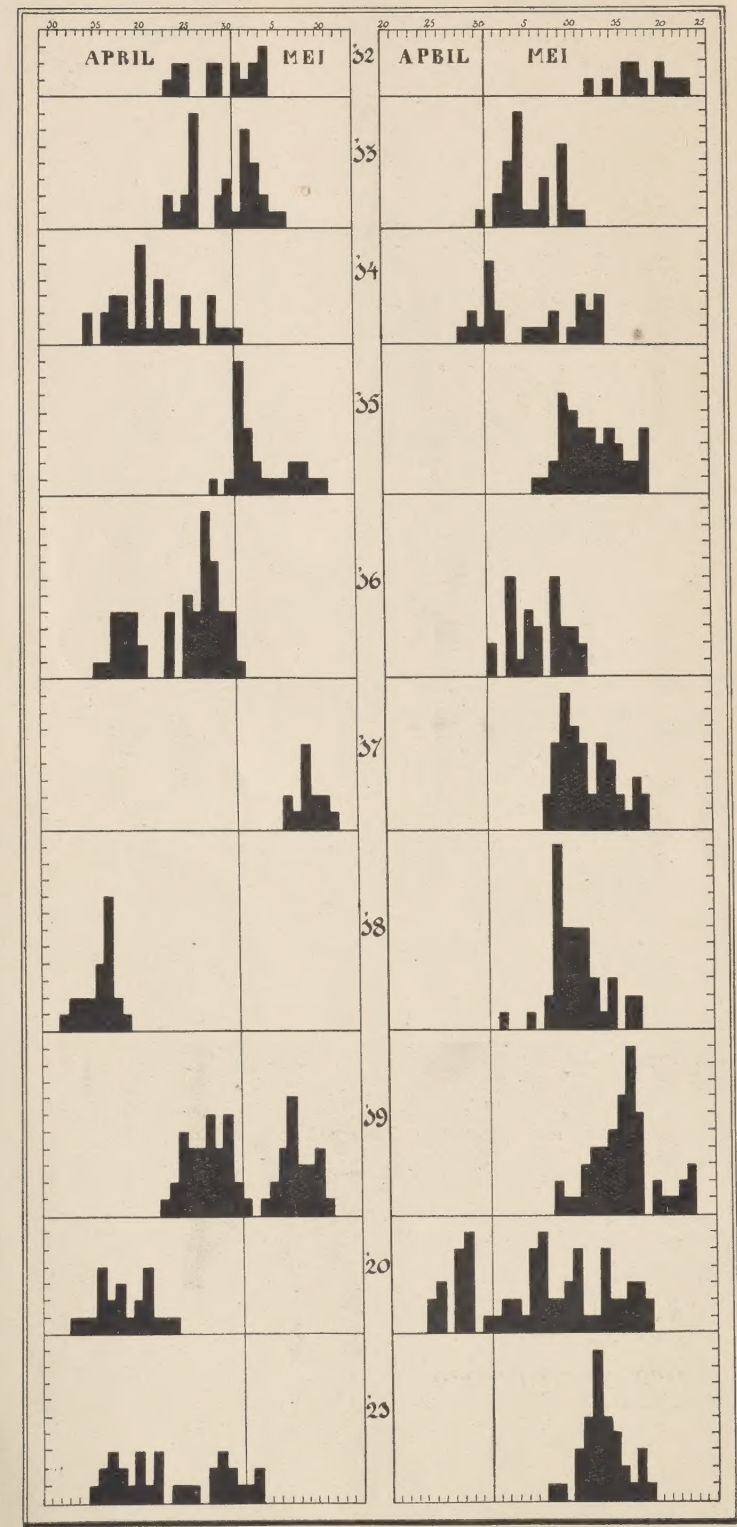


Fig. 4.

# FIGUREN ZU „AKKLIMATISIERUNG UND DEKLIMATISIERUNG“ VON G. WOLDA; GENETICA, JAN. 1924 (An den Figurrändern sind einige Monats- und Provinznamen auf Holländisch bezeichnet) A. TATSÄCHLICH BEOBACHTETES

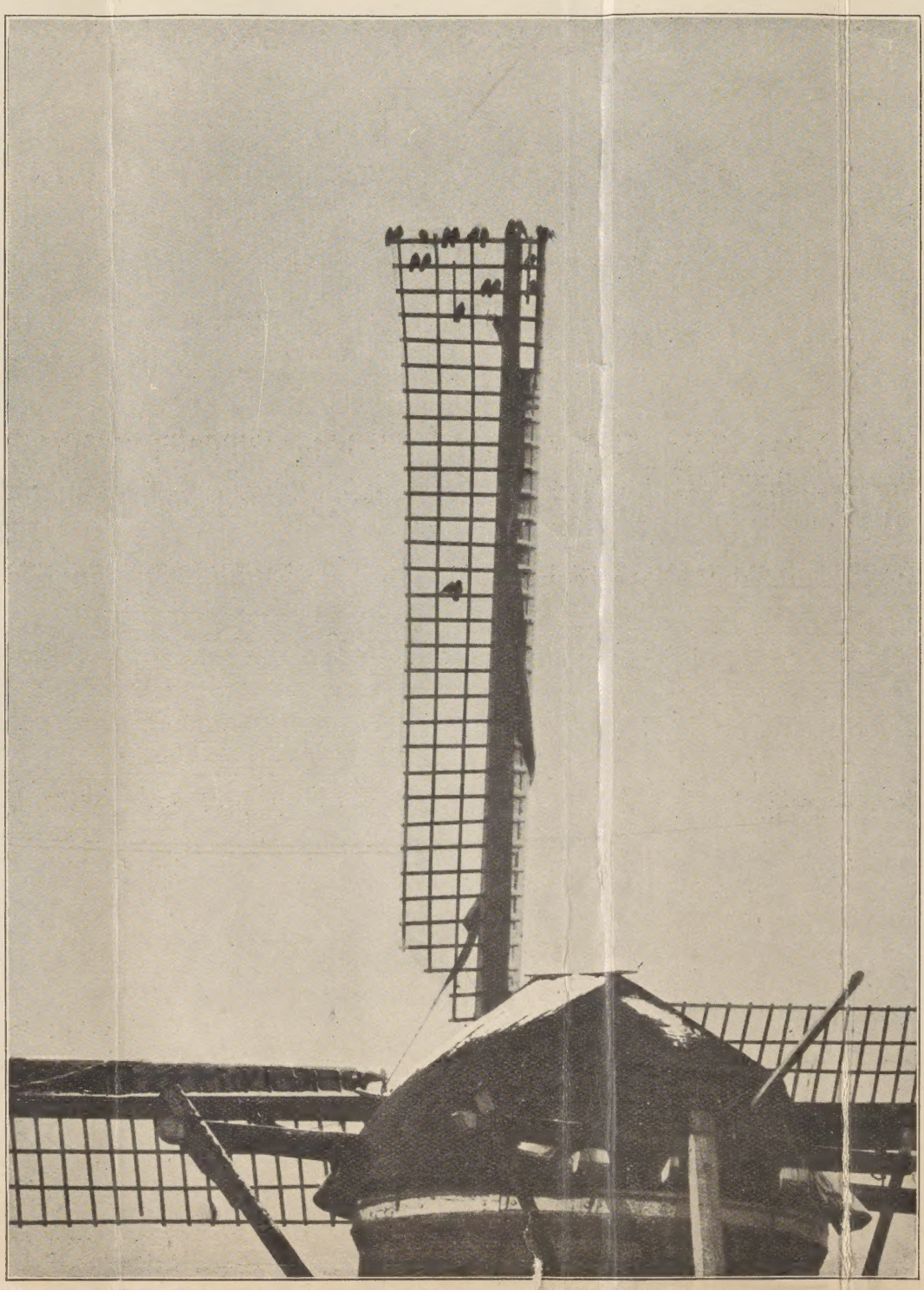


Fig. 3. Bei Schnee 18 Jan. 1915. Die Dohlen leben nicht nur im Winter gepaart.

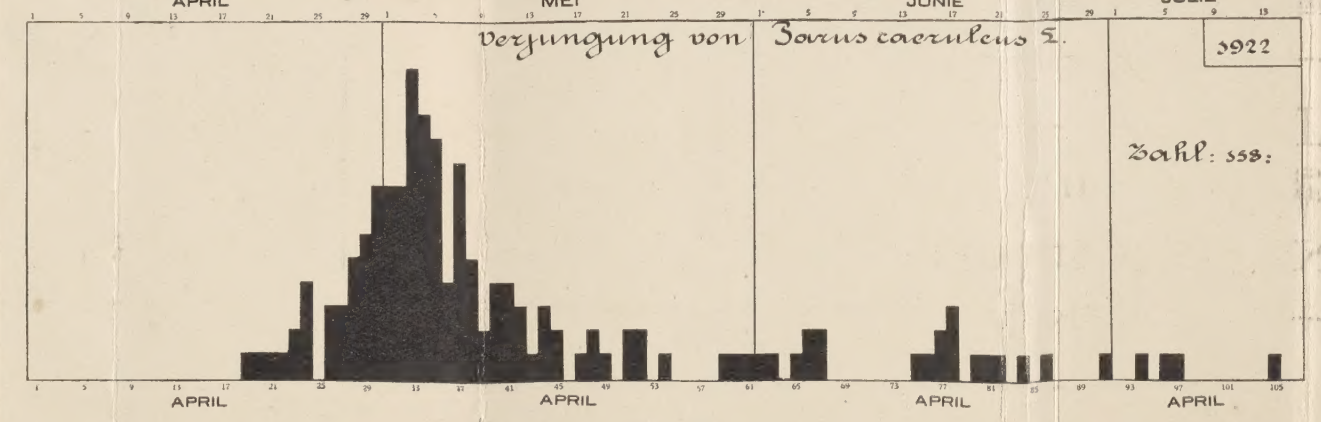
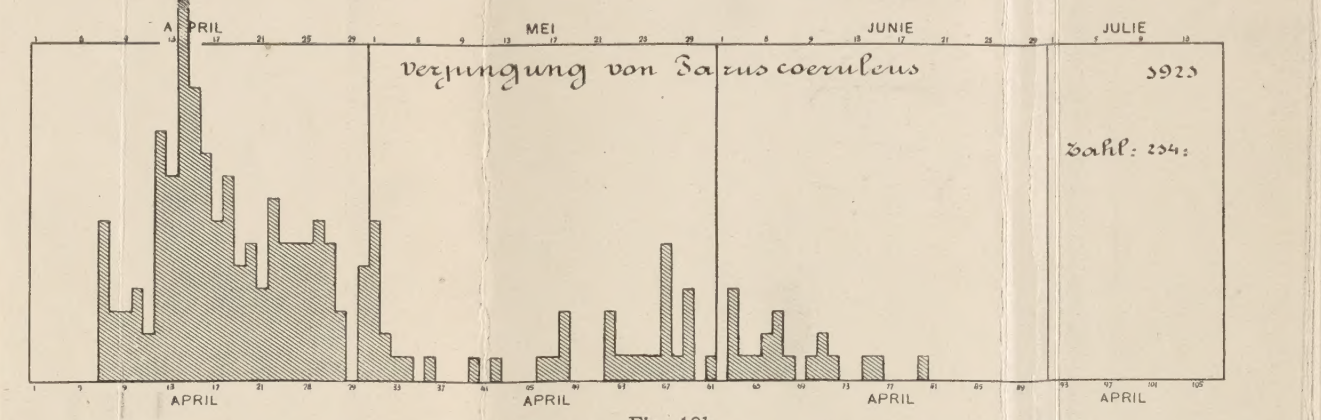
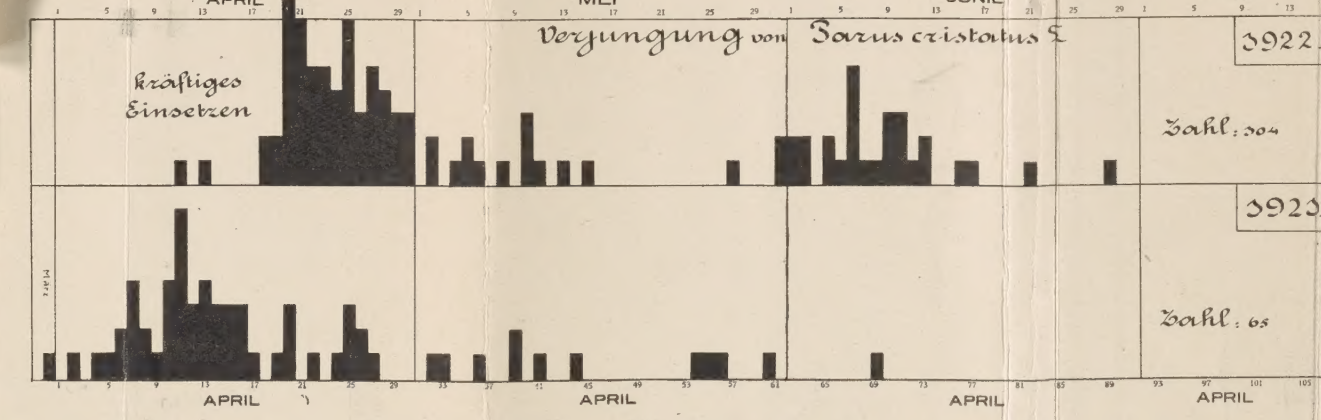
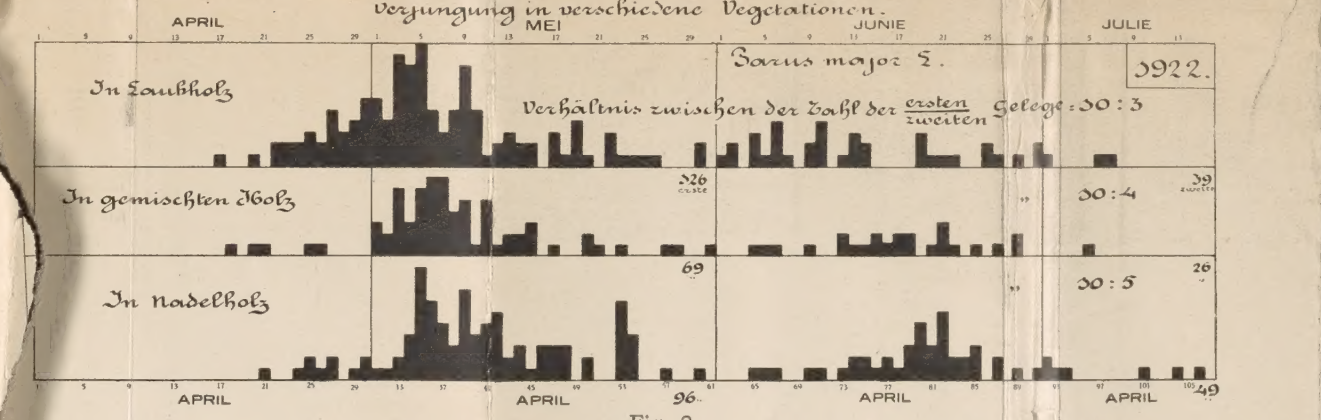


Fig. 13b.

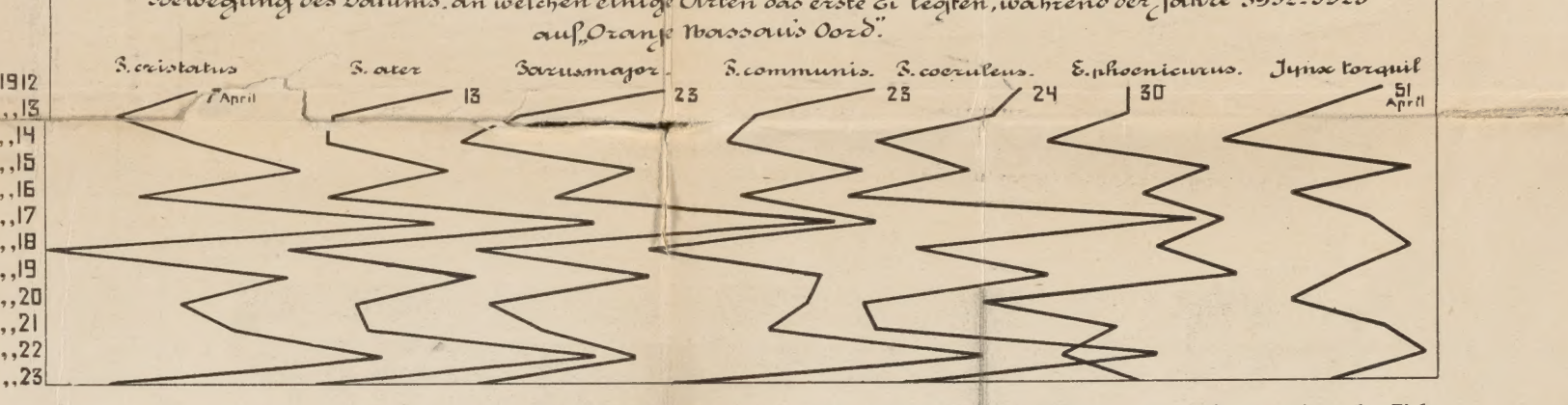
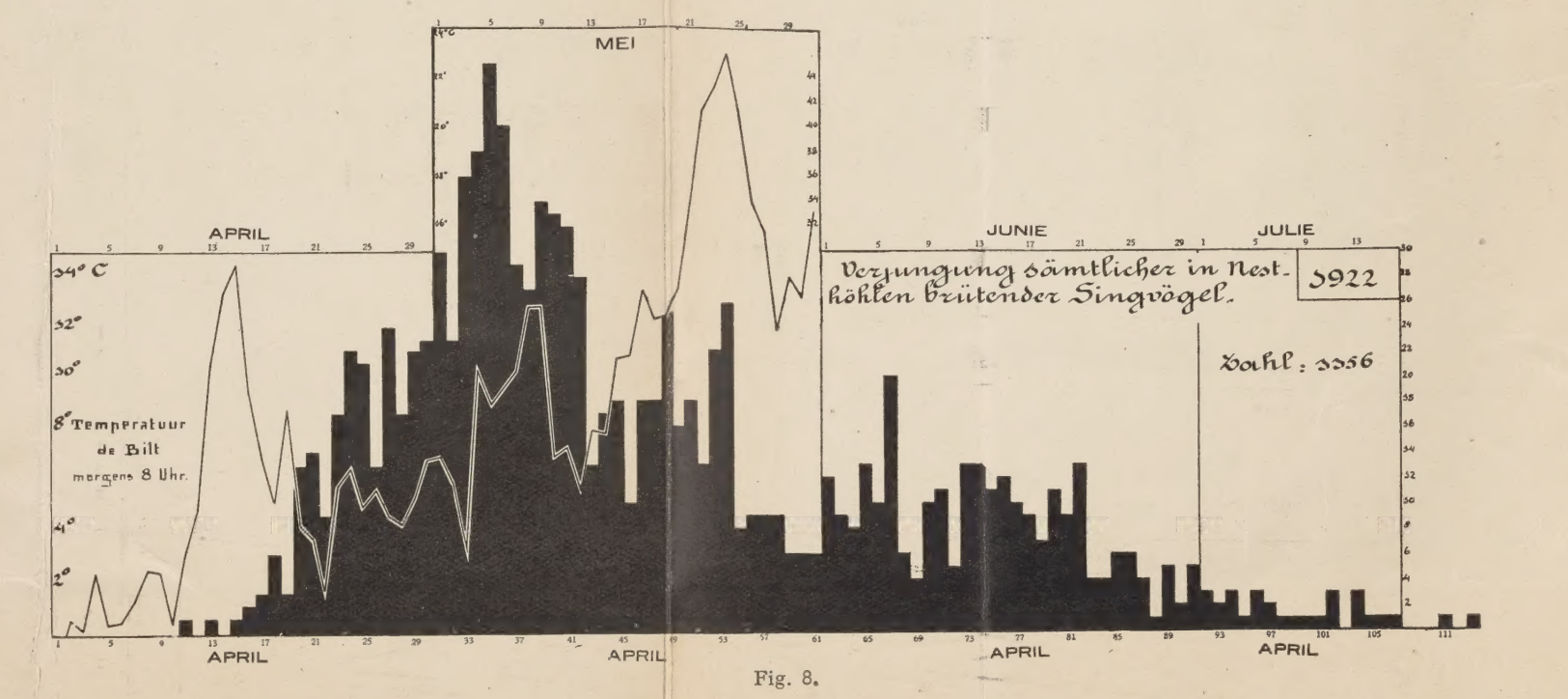
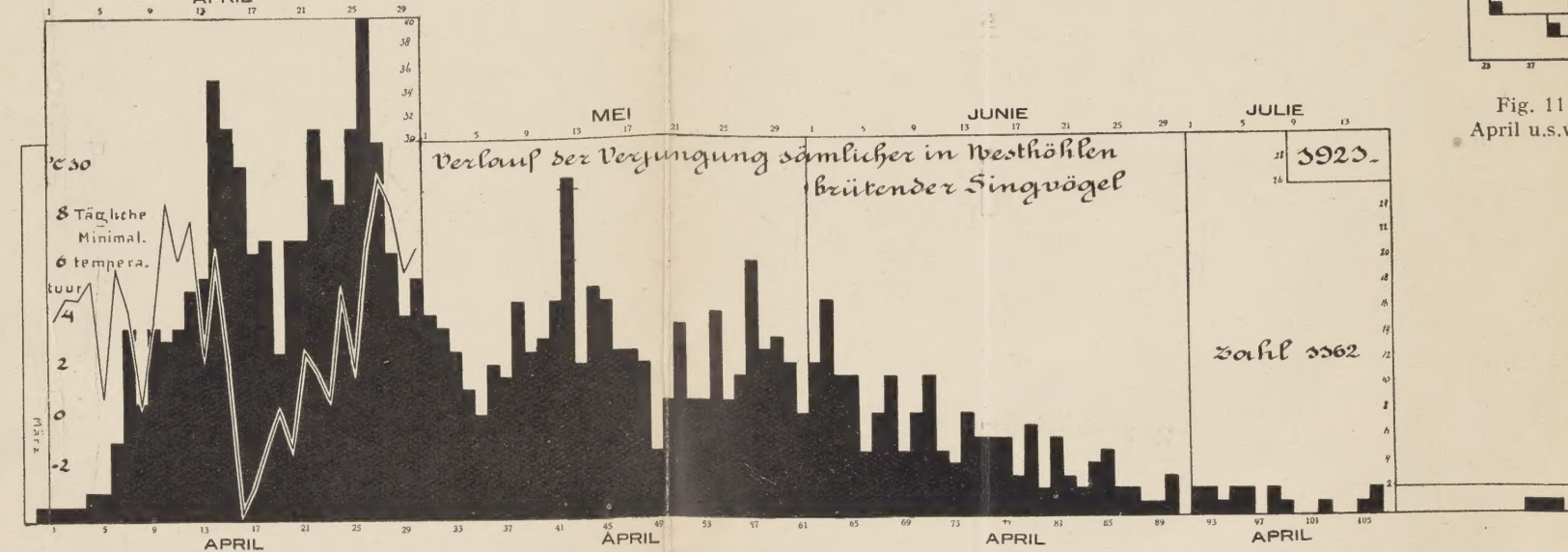


Fig. 6. Jede Einheit — ungefähr 1,7 mm. — auf der Abscissenachse bezeichnet einen Tag. Die Ziffern an den Anfangspunkten der Zickzacklinien bezeichnen Data von 1912. Die Parus cristatus, Haubenmeise, fing also 1912 am 7. April an, 1913 am 1. April, 1914 am 7. April, 1915 am 15. April, u. s. w.

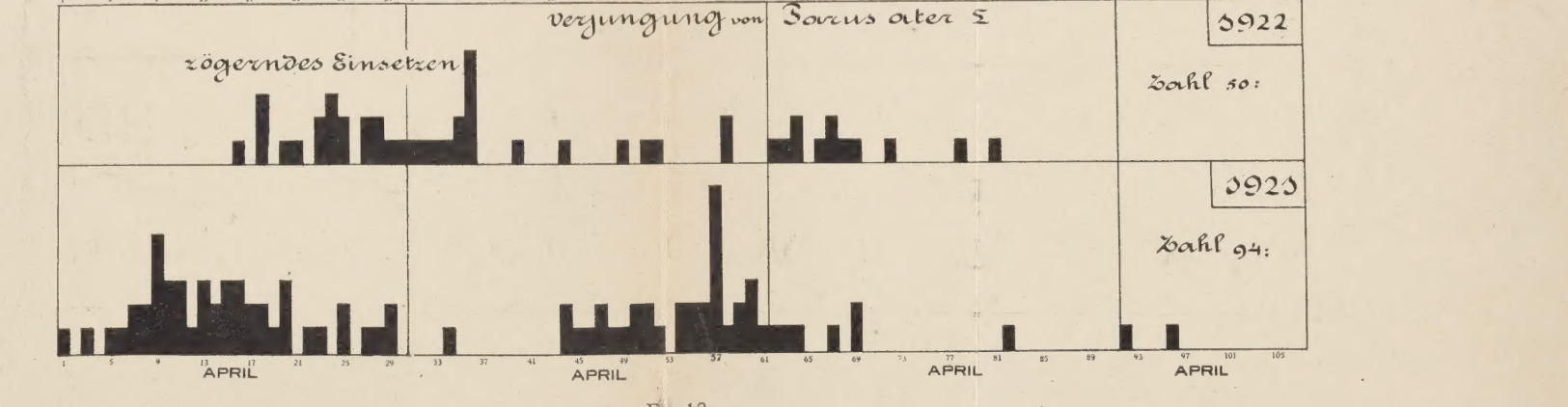
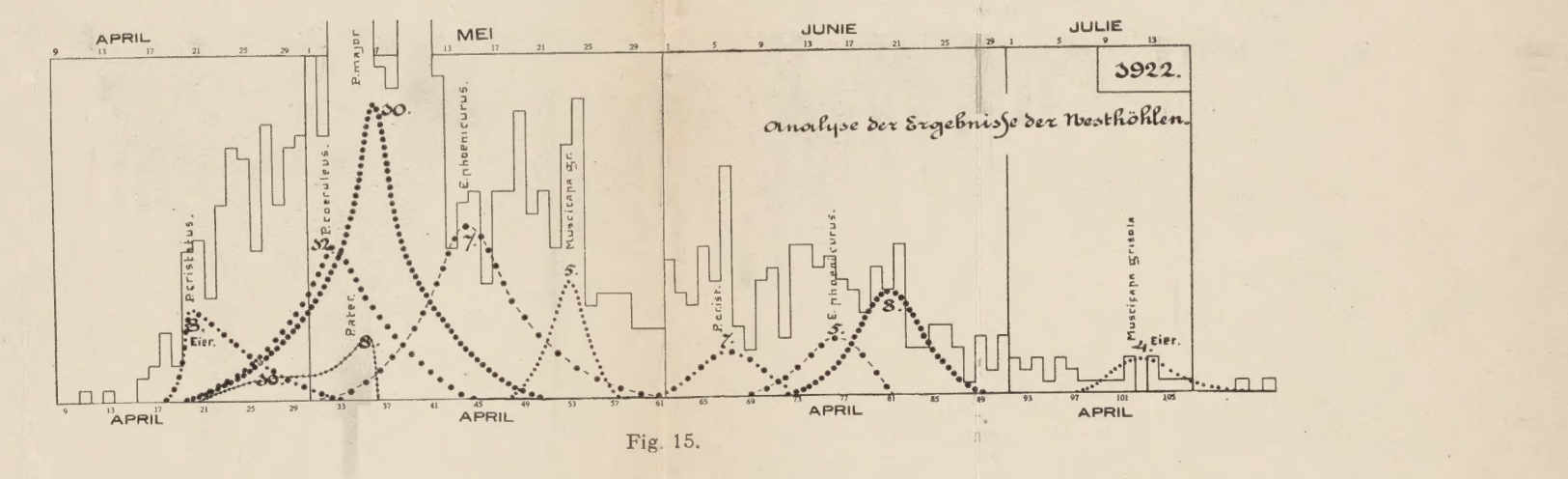
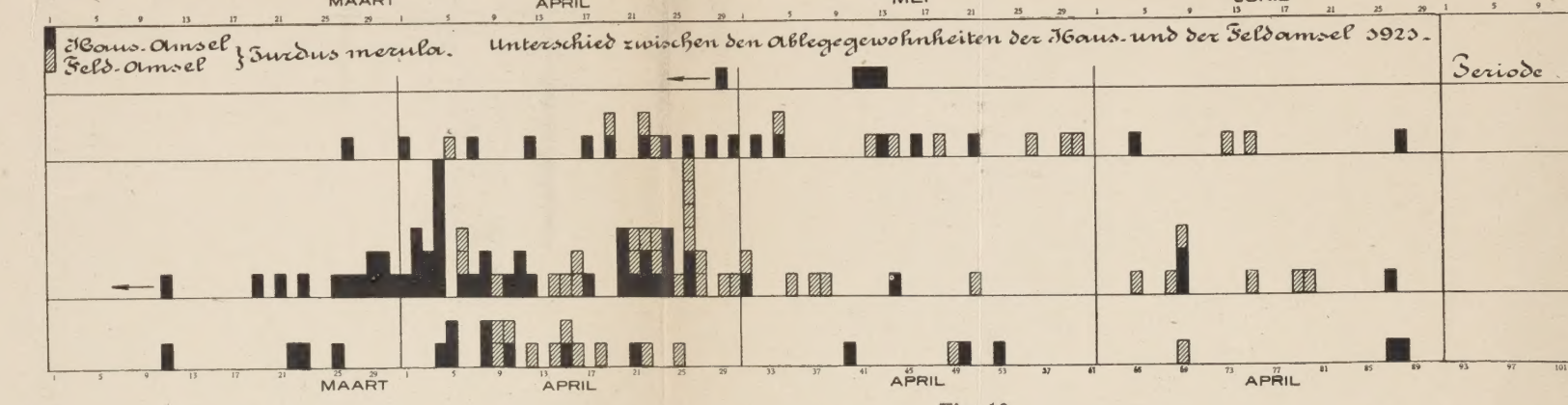


Fig. 13c.

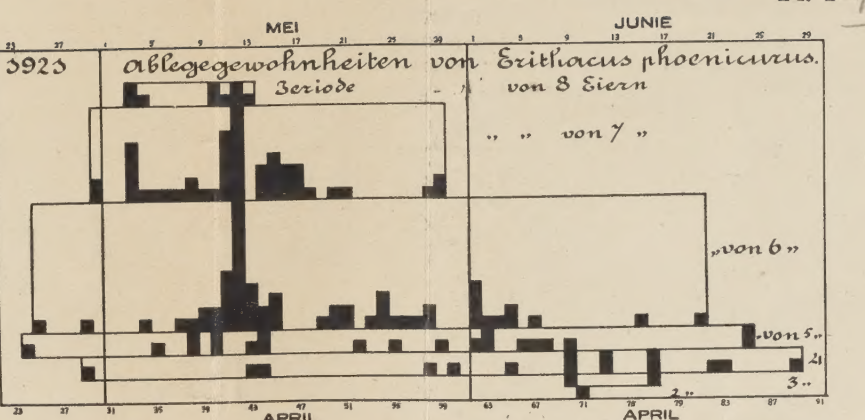


Fig. 11. Die Periode der Gelege von 8 Eiern währt von 33. bis 44. April u.s.w.

Der Unterschied zwischen den Ablegegewohnheiten der einzelnen Arten der Gattung Sorex ist grundlegend dieselbe, wie der zwischen den einzelnen Individuen der Gattung Sorex (Sorex cristatus).

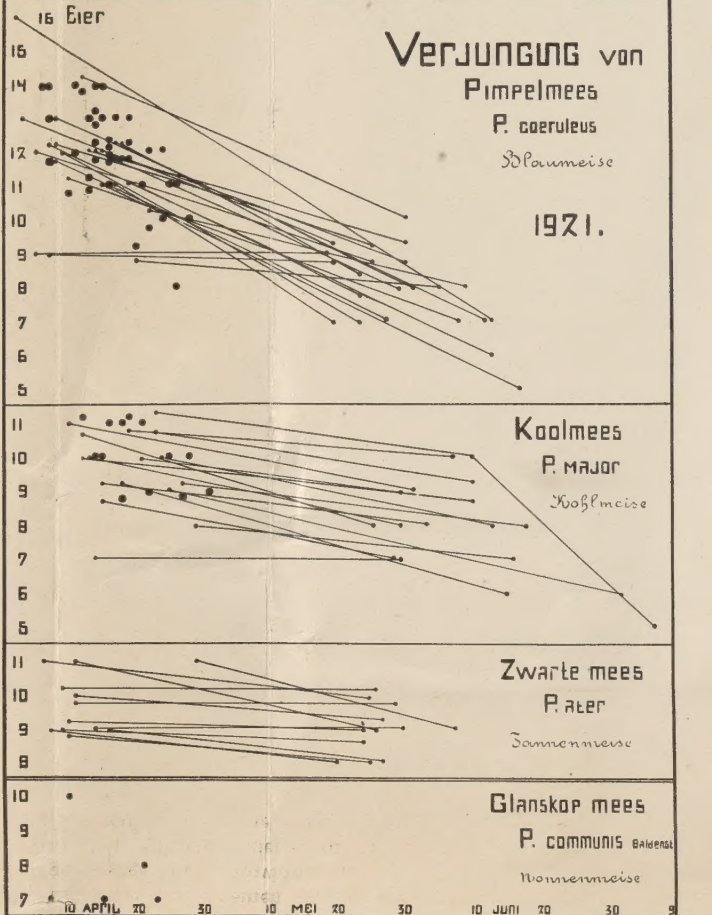


Fig. 2. Wie aus obiger Figur ersichtlich fanden sich die Nester der Tannenmeise (Zwarte mees, Parus ater) 1921 noch an ungefähr denselben Stellen wie 1911. Zwei durch einen Strich verbundene Punkte bezeichnen die beiden Gelege desselben Individuums.







# FIGUREN ZU „AKKLIMATISIERUNG UND DEKLIMATISIERUNG“ VON G. WOLDA, GENETICA, JAN. 1924

## B. THEORETISCHES

Entwicklung der Nestform bei *Picidae* Spechte und *Oscines* Singvögel.

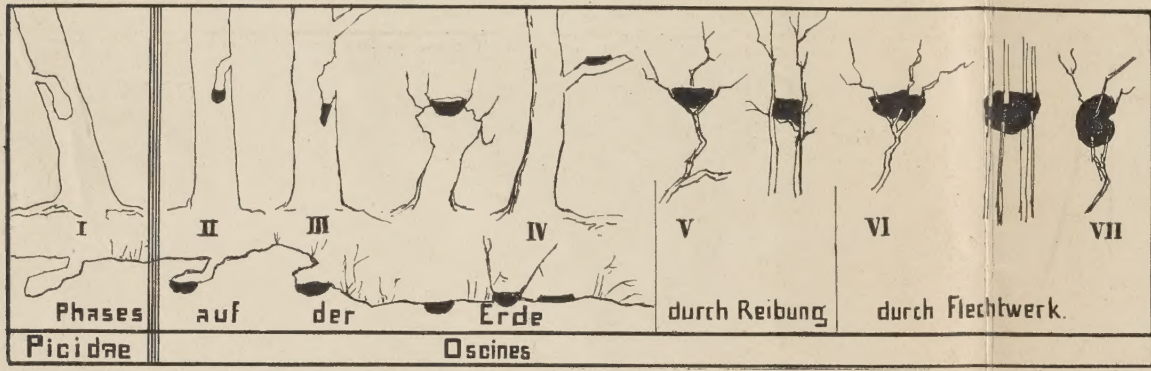


Fig. 16. In Phase V hält sich das Nest durch Reibung an seinem Platz, in Phase VI durch Flechtwerk.

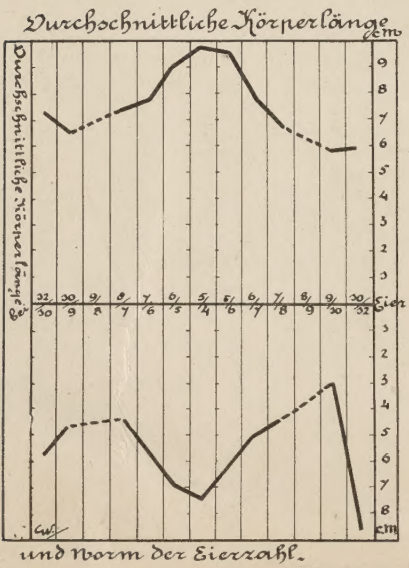


Fig. 16a. Nest der Beutelmeise, *A. pendulinus*.

Fig. 17. Unter der Achse ist die durchschnittliche Schwanzlänge gezeichnet.

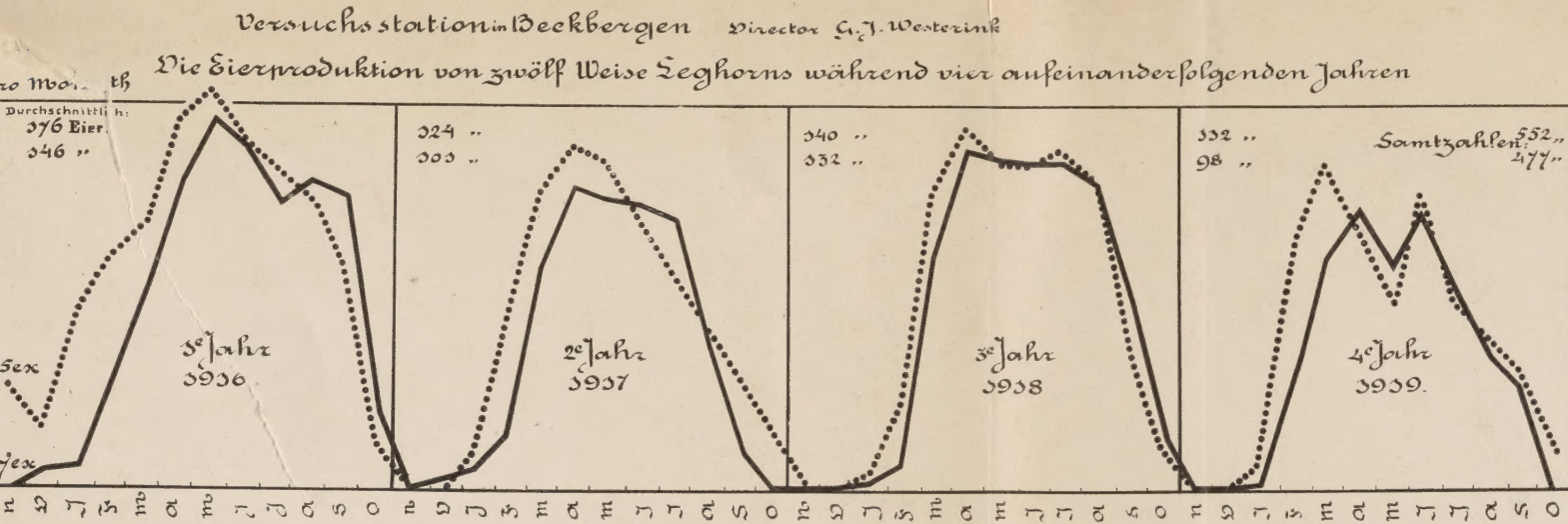


Fig. 24. Die 12 Individuen zerfallen in eine Gruppe von 5 und eine Gruppe von 7, welche Einteilung hier weiter ausser Betracht bleiben kann. Die gepunktete Linie bezeichnet die monatliche Durchschnittsproduktion der Gruppe von 5; die volle Linie die der Gruppe von 7.

Eierproduktion bei den Legewettkämpfen 1920-1923 an der Versuchstation für Hühnerzucht in Deckbergen.



Fig. 25. Die Kurven bezeichnen die durchschnittliche Eierproduktion eines Huhns pro Monat. Die Senkung von Juni/Juli tritt bei diesen Mischgruppen fast immer in grösserem oder geringerem Masse ein.

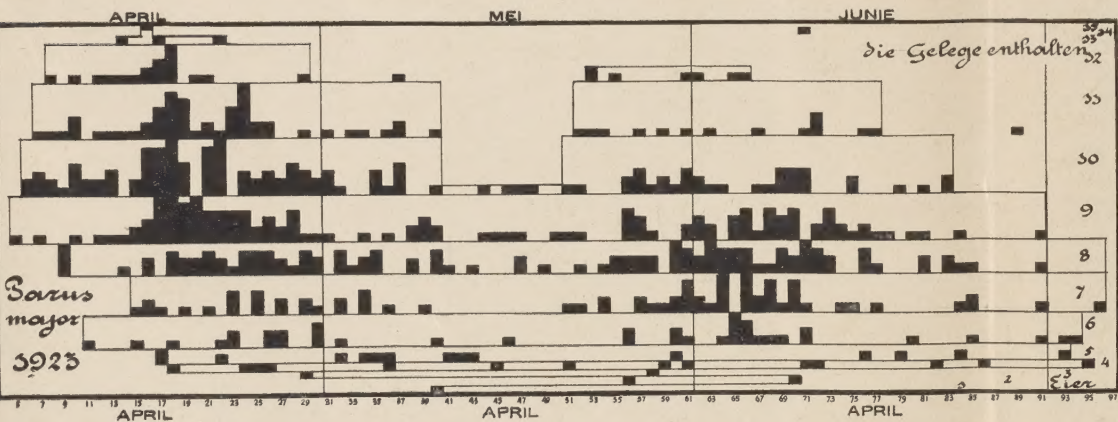


Fig. 26. 618 Gelege des Parus Major im Jahre 1923. Jedes Quadräthen bezeichnet ein Gelege. Durch seine Koordinaten wird das Datum des ersten Eis und die Eierzahl des Geleges angegeben. Bis auf drei Ausnahmen zeigt die Figur den äusserst regelmässigen Verlauf. Um Mitte Mai (25. April) ist die Senkung in der Eierproduktion am stärksten.

Eheschliessungen in Amsterdam 1811-1919.

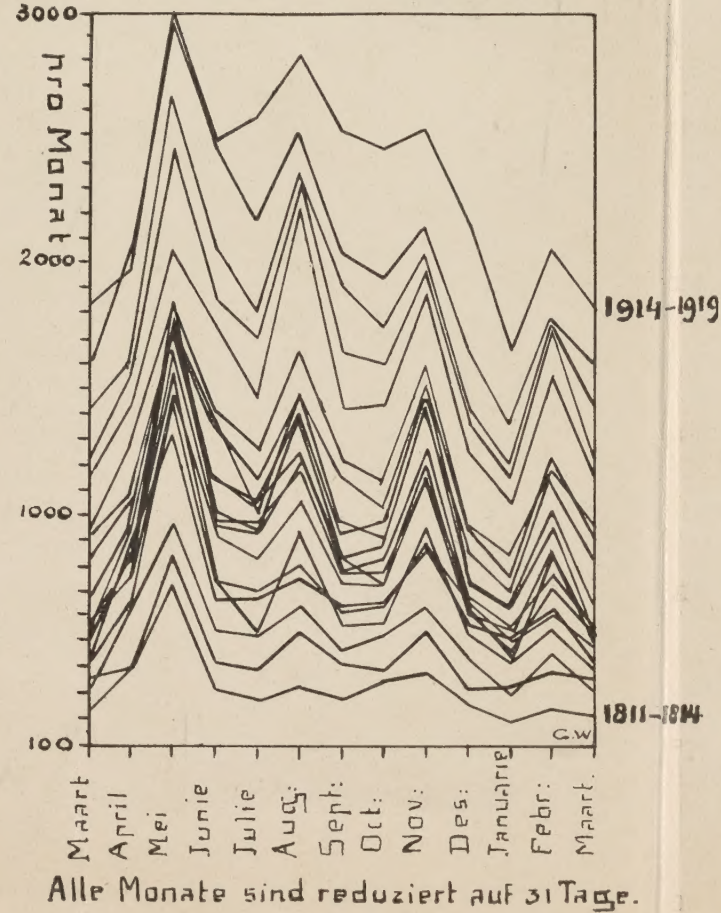


Fig. 19. Jede drei Monate entsteht ein Gipfel.

Eheschliessungen (H) und Erstgeburten (E) in Amsterdam.

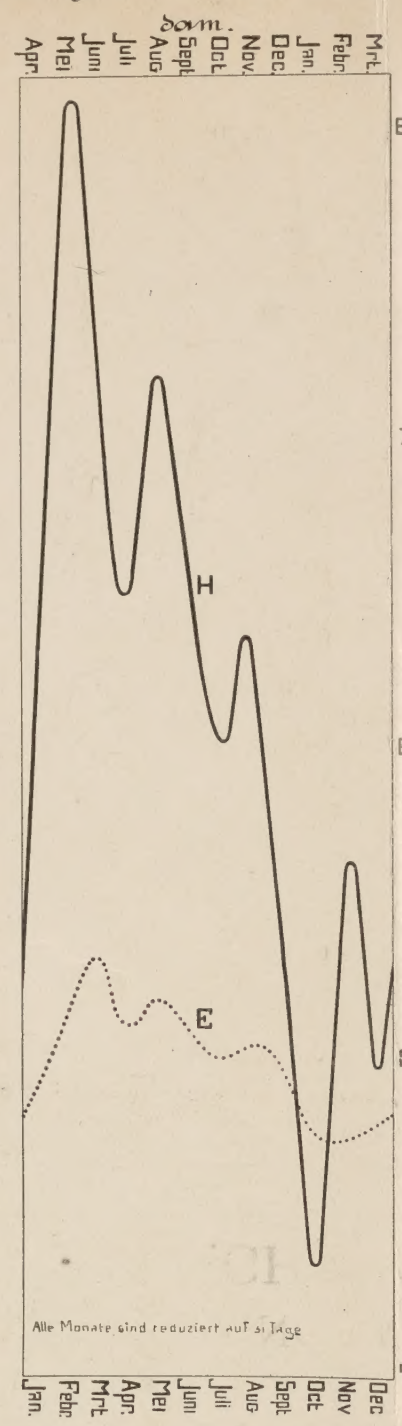


Fig. 20. Im Februar ist die Zahl der Erstgeburten um etwa 5000 geringer als die Zahl der Eheschliessungen im vorhergehenden Mai; im Oktober ist sie um 400 grösser als die Zahl der Ehen im Januar. Letzteres ist um so zutreffender, wenn man bedenkt, dass etwa 18% der Ehen im ersten Jahre kinderlos bleiben.

Lauf der Geburten nach der Grippeepidemie von 1918 in Amsterdam und Ägypten.

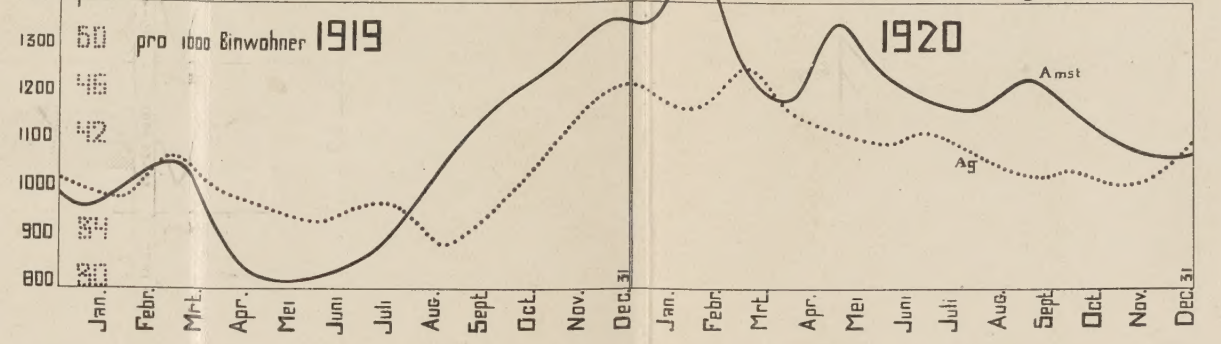


Fig. 18. Die volle Linie bezeichnet den Lauf der Geburten in Amsterdam während der Jahre 1919 und 1920; der Niedergang 1919 wurde verursacht durch die Grippeepidemie 1918. Die Zifferreihe links bezeichnet die monatlichen Geburten in absoluten Zahlen. Die gepunktete Linie bezeichnet den Lauf der Geburten in Ägypten, gleichfalls während der Jahre 1919 und 1920, pro Monat und pro 1000 Einwohner.

GEBURTEN 1908-1922 in AMSTERDAM

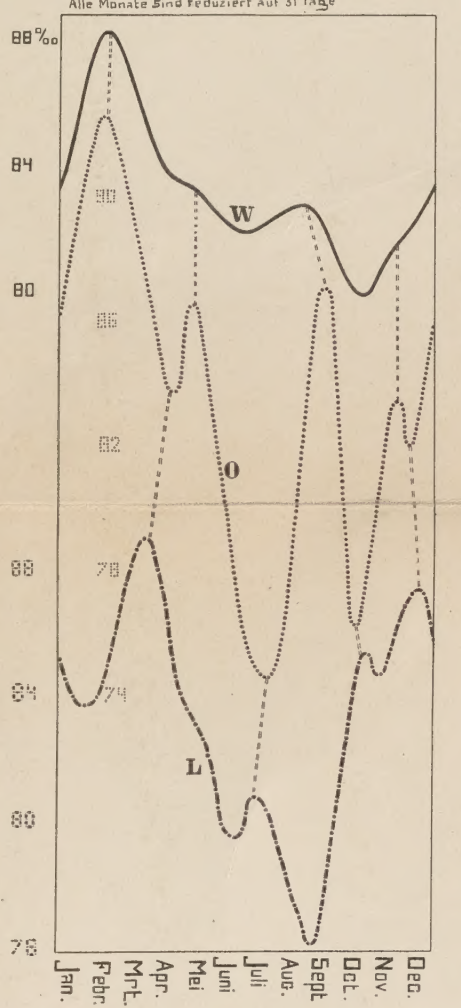


Fig. 21. Die Linie W bezeichnet die ehelichen, die Linie O die ausserhehlichen Geburten (pro mille des Ganzen) L ist die Linie der als leblos angegebenen Geburten.

Prozentmäßige Angabe der ehelichen als lebend angegebenen Geburten in Amsterdam 1908-1922, gruppiert nach Monaten und nach dem Alter.

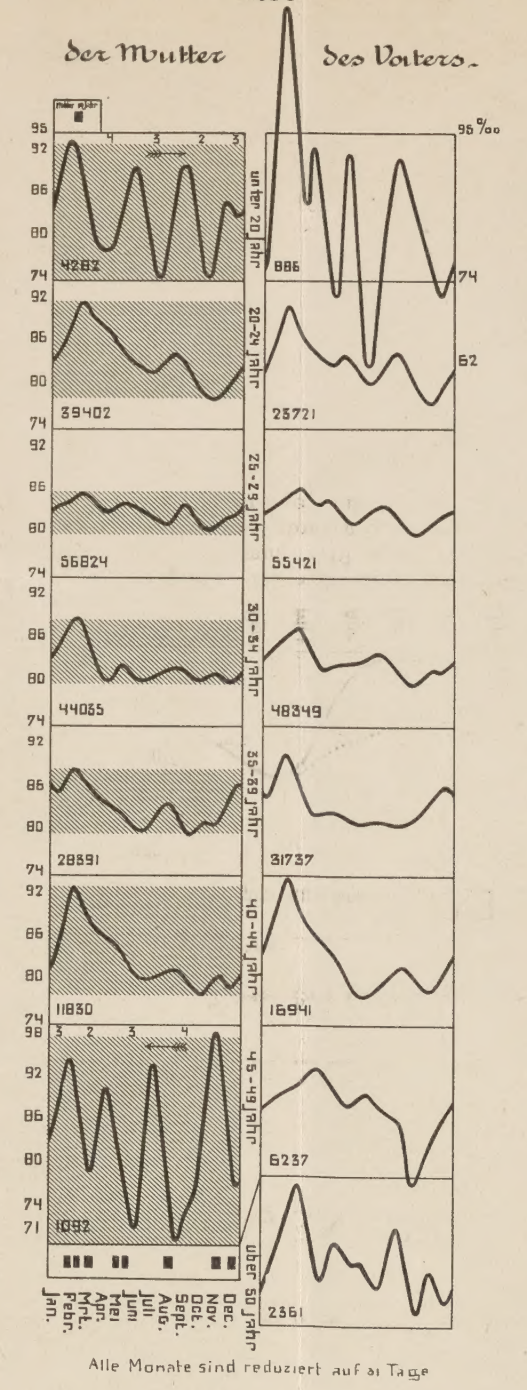


Fig. 23. Die erste Graphik bezeichnet die Periodizität von 4282 Geburten von Müttern unter 20 Jahren. Sodann 39402 Geburten von Müttern von 20 bis einschließlich 24 Jahren. Dann 55814 Geburten von Müttern von 25 bis einschließlich 29 Jahren u.s.w. Auf der rechten Hälfte findet man zunächst 885 Geburten, wobei der Vater unter 20 Jahren ist; sodann 23721, wo der Vater 20-24 Jahre ist. Bei einer Mutter von 14 Jahren erfolgte die Geburt im Februar; mithin die Konzeption im Mai. Schliesslich sind in der Figur noch 8 Geburten bezeichnet von Müttern von 51 Jahren.

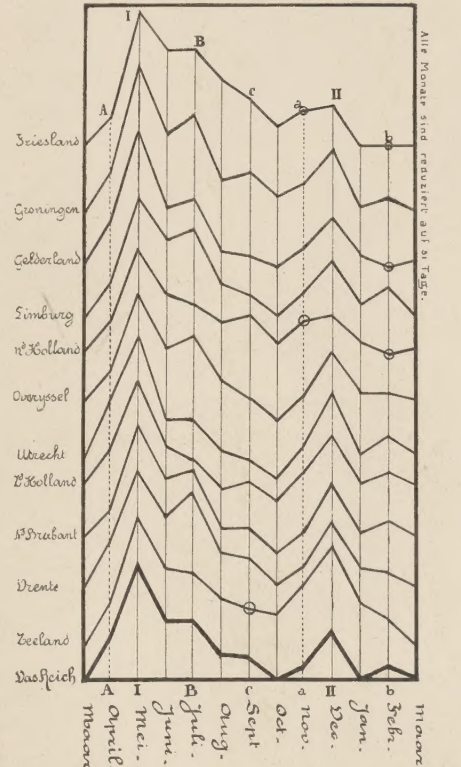


Fig. 22. In dieser Figur findet man den Verlauf der Konzeption in den verschiedenen Provinzen Hollands und im ganzen Reich, berechnet nach den Angaben über die Geburten von 1900-1910. Die wirklichen Ablenkungen von dem normalen Verlauf sind bezeichnet durch einen kleinen Kreis.



